БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

Том 20 1935 № 4

СОДЕРЖАНИЕ

I. ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ: Стр.

А. Б. Закар. О „буферных свойствах" семян лупина (с 3 рис.) . . . 335—347
З. Э. Беккер. Микро-шкала для определения РН под микроскопом (с 1 рис.) . . . 348—351
В. А. Буш. Заметки о кавказской флоре (с 1 рис. и картой) . . . 352—356
М. С. Шалыт и А. А. Калмыкова. Корневая система растений в основных почвенных типах Украины (с 12 рис.) . . . 357—410
А. А. Калмыкова. Об облигатно-корневищных и факультативно-корневищных растениях (с 1 рис.) . . . 411—413
А. П. Шенников. О монографическом изучении таксономических единиц растительности . . . 414—418

ОБЗОРЫ:

Знаменский. Влияние ультрафиолетовых лучей на высшие растения (с 2 рис.) . . . 419—447

II. ЛИЧНЫЕ ИЗВЕСТИЯ:

В. С. Доктуровский . . . 448—452

УПРАВЛЕНИЕ УНИВЕРСИТ. И НАУЧНО-ИССЛЕД. УЧРЕЖД. НАРКОМПРОСА РСФСР

ОГИЗ — БИОМЕДГИЗ — ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЛЕНИНГРАД 1935 МОСКВА

Ботанический журнал СССР

Том 20 1935 № 4

Journal botanique de l'URSS

Tome 20 1935 № 4

УПРАВЛЕНИЕ УНИВЕРСИТ. И НАУЧНО-ИССЛЕД. УЧРЕЖД. НАРКОМПРОСА РСФСР

ОГИЗ — ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО БИОЛОГИЧЕСКОЙ
И МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ (ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ) — 1935

Редактор *В. Л. Комаров* Техредактор *И. В. Чур*

Ленбиомедгиз 85/л. Ленгорлит № 19236. Тираж 22
Сдано в набор 5/VII 1935 г. Подписано к печати 15/IX 1935 г. Ст.-ф. 72 × 110
Авт. л. 11,03. Бум. л. $3^3/_4$. Печ. зн. в 1 бум. л. 132119. Заказ № 13

Тип. „Коминтерн“ и школа ФЗУ им. КИМ'а, Ленинград, Красная, 1.

ТОМ 20 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1935 № 4
TOME 20 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1935 № 4

А. Б. ВАКАР

О „буферных свойствах“ семян лупина

С 3 рисунками

(Получено 10/II 1935)

Настоящее исследование имело целью рассмотреть один из тех способов, с помощью которых в прорастающих семенах регулируется величина внутриклеточной концентрации водородных ионов в процессе прорастания. Известно, что многие элементы этого процесса (набухание семени, работа ферментов в нем) тесно связаны с актуальной реакцией среды. В то же время неизвестно ничего определенного о механизме регуляции P_H в клетках прорастающего семени, хотя само существование разнообразных буферных систем внутри семени легко допустить, если принять во внимание присутствие в нем различных амфолитов (белки, аминокислоты), кислот, солей и оснований.

Представлялось интересным ближе рассмотреть свойства и механизм действия одной из таких регулирующих систем. Объектом исследования были выбраны семена *Lupinus angustifolius*. Для опытов брались семена с пониженной всхожестью, равной приблизительно 15%. При набухании в дестиллированной воде эти семена постепенно выделяли наружу часть заключенных в них веществ, образуя во внешней среде раствор, обладающий определенными буферными свойствами. Этот раствор я буду в дальнейшем называть „вытяжкой из семян лупина“. Представлялось очень удобным изучить свойства такой вытяжки, чтобы сделать заключение о некоторых возможностях, которые имеются в семенах для регулирования величины реакции внутри их клеток. При употреблении семян с нормальной всхожестью также наблюдалось выделение некоторых веществ во внешний раствор и определенное смещение P_H среды, но все эти явления были настолько ослаблены, что какое-либо исследование свойств такой вытяжки едва ли могло бы быть интересным.

Методика получения вытяжки во всех опытах заключалась в следующем. 160 семян лупина набухали в 100 *см*^{3} дестиллированной воды в течение 15 часов в закрытых чашках Коха при температуре 18—19° С. После этого семена извлекались из чашек пинцетом, и жидкость употреблялась для опытов. Соотношение количества семян и воды было выбрано аналогичным с подобным же соотношением в опытах Прингсгейма [Pringsheim, 1930 (1)], изучавшим набухание семян лупина. Срок набухания был установлен равным 15 час. из тех соображений, что к этому времени, во-первых, устанавливалась постоянная величина P_H раствора и, во-вторых, довольно интенсивная желтая окраска и резко горький вкус жидкости свидетельствовали об ощутимом количестве выделившихся из семян веществ.

Предварительными опытами было констатировано, что в процессе набухания семена лупина постепенно смещают реакцию внешнего раствора до некоторой устойчивой величины. Результаты этих опытов сведены в табл. 1. Определения P_H проводились колориметрически с помощью индикаторов Михаэлиса. В нужных случаях дестиллированная вода подщелачивалась раствором КОН.

ТАБЛИЦА 1

40 семян лупина + 25 *см*^{3} дестиллированной воды

Время набухания семян в воде в час.	Процент воды после набухания семян		
	1	2	3
0	5,7	7,7	6,5
2	6,2	7,1	6,5
7	6,3	6,5	—
15	6,5	—	6,5

Заслуживает внимания тот факт, что смещение P_H внешнего раствора наблюдается как в случае кислой, так и в случае щелочной исходной реакции, вследствие чего это явление не может быть объяснено выделением кислых или основных веществ из семени во внешнюю среду, но вытяжку приходится рассматривать как некоторую буферную систему. Для изучения свойств этой системы было проведено потенциометрическое титрование вытяжки 0,01 n растворами НСl и КОН. Титрование проводилось в хингидронно-хингидронной цепи, электродвижущая сила которой измерялась потенциометром Мисловитцера. Электродом сравнения служил стандартный раствор Вейбеля ($P_H = 2{,}04$). Работа потенциометра и электродов была предварительно тщательно проконтролирована измерением разности потенциалов 2 стандартных растворов (раствор Вейбеля и стандартный ацетат Михаэлиса) и титрованием дестиллированной воды кислотой с параллельным вычислением хода титрования. Во всех случаях ошибка не превышала $0{,}05 P_H$.

Вопрос о возможности применять метод хингидронного электрода для титрования исследуемой вытяжки был решен положительно на основании обстоятельных опытов Домонтовича (2), показавшего применимость хингидронного метода для титрования разнообразных растительных соков, а также на основании малой величины расхождений между параллельными определениями P_H (среднее расхождение около $0{,}05 P_H$) и большой устойчивости потенциала даже через значительные промежутки времени (15—20 мин.). Разумеется, при титровании щелочью приходилось считаться с окислением гидрохинона в щелочной среде (ср. Мисловитцер, 3), вследствие чего изменения велись до $P_H = 9{,}00$.

Результаты титрования вытяжек кислотой и щелочью представлены графически на рис. 1 и 2. На обоих рисунках кривые *2*, *4*, *6* и *15* изображают ход титрования вытяжек, полученных набуханием семян в воде в течение 2, 4, 6 и 15 часов, в то время как кривая H_2O представляет ход титрования дестиллированной воды. Приведенные кривые отчетливо выявляют буферную способность исследуемых вытяжек как по отношению к кислоте, так и по отношению к щелочи.

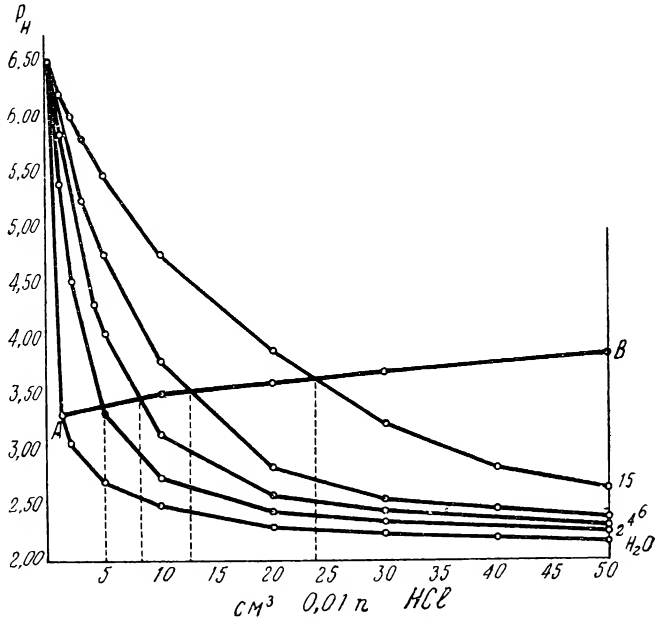


Рис. 1.

Сила буферного действия вытяжки быстро убывает с уменьшением срока набухания семян в воде, очевидно вследствие понижения концентрации веществ, придающих вытяжке буферную способность.

Для ознакомления с качественным составом вытяжки, полученной в результате набухания семян лупина в воде в течение 15 час., было произведено исследование вытяжки на содержание в ней белков, аминокислот и алкалоидов. Для открытия белков применялись следующие цветные реакции: биуретовая, ксантопротеиновая, триптофановая, Миллонова и реакция Адамкевича. Результаты почти всех определений указали на отсутствие белка в вытяжке. Исключением явилась реакция Миллона, вызвавшая появление окрашенного осадка, характерного для наличия белка в растворе. Кипячение вытяжки не вызывало в ней никаких изменений.

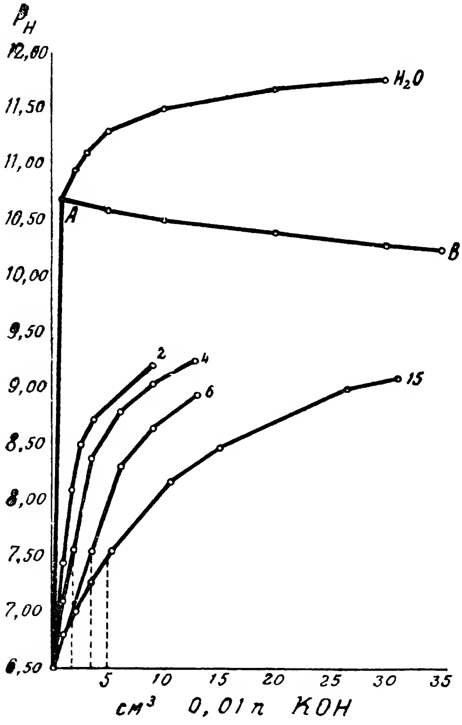


Рис. 2.

Определение аминного азота в вытяжке из семян лупина, проведенное методом „формального титрования“ Зеренсена (Sörensen), указало на присутствие в ней аминокислот в количестве 182 *мг* N на литр раствора. Так как результаты большинства приведенных выше реакций на белок были отрицательны, то положительный эффект реакции Миллона следует объяснить наличием в растворе ароматической аминокислоты, содержащей фенольную группу в бензольном кольце. Отсутствие же белка в исследуемой водной вытяжке не может казаться странным, если вспомнить, что основная масса белков лупиновых семян представлена двумя глобулинами — конглютином-α и конглютином-β, сумма которых по Осборну (Osborne, 1910, 4, 5) составляет 81,3% всего белка лупинового семени, тогда как на альбумины приходится лишь 1,2% от общего количества белка.

Определение алкалоидов в вытяжке из семян лупина было проведено с помощью 3 реакций: реактивом Бухарда (раствор иода в KJ), раствором таннина и реактивом Мейера ($HgCl_2$+KJ). Все 3 реакции указали на присутствие алкалоидов в исследуемой вытяжке.

Наличие аминного азота в вытяжке из семян лупина допускает возможность объяснения буферной способности вытяжки амфотерными свойствами присутствующих в ней аминокислот. Как известно, аминокислоты не могут быть оттитрованы в водном растворе ни кислотой, ни щелочью, так как крайне малые величины основных и кислотных констант диссоциации аминокислот обусловливают высокие значения констант гидролиза тех солей, которые образуются при титровании аминокислот щелочью или кислотой. Однако степень гидролиза возникающей соли выражается обычно лишь десятыми процента от ее концентрации, вследствие чего главная масса прибавляемой кислоты или щелочи оказывается нейтрализованной, т. е. раствор обнаруживает заметное буферное действие. Но так как нейтрализация амфолита не совершается полностью и P_H жидкости изменяется при титровании довольно сильно, то момент конца титрования не сопровождается заметным скачком значений P_H, вследствие чего нейтрализационная кривая идет плавно, хотя и довольно круто. Данные рис. 1 и 2 показывают, что кривые титрования исследуемых вытяжек имеют характер, вполне отвечающий указанным особенностям нейтрализационных кривых аминокислот. Однако буферная способность вытяжки из семян лупина не может быть целиком объяснена наличием в ней аминокислоты по следующим соображениям.

Если предполагать, что вытяжка содержит аминокислоту, являющуюся причиной буферных свойств вытяжки, то при титровании щелочью или кислотой кислотная или основная группа этой аминокислоты будет образовывать с прибавленным реактивом соль. В обоих случаях общее количество образовавшейся соли в каждый момент титрования должно точно соответствовать количеству прибавленной щелочи или кислоты. При этом часть образующейся соли гидролизируется и смещает определенным образом реакцию раствора. Если буферное действие вытяжки обусловлено только наличием аминокислоты, то в каждый момент титрования реакция вытяжки определяется концентрацией гидролизированной части соли аминокислоты с прибавленной кислотой или щелочью. Определив количество грамм-эквивалентов HCl или KOH, потребное для создания реакции, наблюдаемой в каждый отдельный момент титрования, получим величину, соответствующую концентрации гидролизированной части соли в данный момент. А так как общая концентрация образующейся соли в каждый момент соответствует количеству грамм-эквивалентов прибавленной кислоты или щелочи, то, взяв процентное отношение количества реактива, потребного для создания наблюдаемой реакции, к общему количеству реактива, прибавленному в данный момент, получим степень гидролиза соли, образованной аминокислотой с прибавляемым реактивом. При этом для большей точности во все расчеты следовало бы ввести поправку на исходную реакцию вытяжки (около P_H=6,5). Однако величина подобной поправки оказалась настолько малой, что внесение ее совершенно не сказывается на результатах вычислений.

Известно [Майеда, S. Mayeda, 1928 (6)], что степень гидролиза соли, образованной слабой кислотой и сильным основанием или наоборот, является величиной, характерной для данной соли и независящей от ее концентрации.

Так как по мере титрования вытяжки кислотой или щелочью изменяется лишь концентрация возникающей соли, то степень ее гидролиза должна быть постоянной по всему ходу титрования. Приводимые ниже таблицы 2 и 3 содержат величины степени гидролиза, вычисленные указанным выше способом для солей, образующихся при титровании вытяжки раствором кислоты и щелочи. Во всех опытах для титрования бралось точно 20 *см*^{3} вытяжки.

ТАБЛИЦА 2

Прибавлено 0 01 n HCl *см*^{3}	P_H раствора	Проц. от общего количества прибавл. HCl, идущий на соединение с амфолитом	Степень гидролиза образующейся соли в проц.
5	5,47	99,8	0,2
10	4,77	99,5	0,5
15	4,27	98,7	1,3
20	3,88	97,4	2,6
25	3,51	94,4	5,6
30	3,21	89,7	10,3
50	2,66	69,2	30,8

ТАБЛИЦА 3

Прибавлено 0,01 n KOH *см*^{3}	P_H раствора	Проц. от общего количества прибавл. KOH, пошедший на соединен. с амфолитом	Степень гидролиза образующейся соли в проц.
5	7,50	99,9	0,1
10	8,13	99,9	0,1
15	8,47	99,9	0,1
20	8,73	99,9	0,1

Приведенные цифры показывают, что если при титровании щелочью вытяжка и ведет себя как раствор амфолита (степень гидролиза постоянна), то при титровании кислотой уже невозможно обнаружить тех же законностей. Благодаря этому буферные свойства вытяжки не могут быть объяснены только амфотерными свойствами содержащейся в ней аминокислоты.

Теперь попытаемся проанализировать буферную способность вытяжки из семян лупина, исходя из предположения, что исследуемая вытяжка содержит истинную буферную смесь кислотного или основного характера. Как известно, буферные смеси, кроме сохранения постоянства P_H при прибавлении кислоты и щелочи, характеризуются также чрезвычайно незначительным смещением своей реакции при разбавлении их растворов водой. Опыты показали, что вытяжка из семян лупина также обладает подобными свойствами. В таблице 4 сопоставлены значения P_H в различной степени разбавленных растворов некоторых буферных смесей и вытяжки из семян лупина. Данные о величинах P_H буферных смесей при различном разбавлении заимствованы у Кольтгоффа [Kolthoff, 1928 (7)].

ТАБЛИЦА 4

Для разбавления вытяжки из семян лупина применялась дистиллированная вода с $P_H = 6{,}73$

P_H / Разбавление	Ацетатная смесь	Бифталатфталатная смесь по Кларку	Фосфатная смесь по Кларку	Вытяжка из семян лупина
Неразбавленная	4,61	5,21	6,99	6,51
10 раз	4,68	5,40	7,17	6,67
40 „	4,70	—	—	—
50 „	—	5,48	7,20	6,71
100 „	—	—	—	6,73

Из основного уравнения, определяющего величину концентрации водородных ионов для буферных смесей (ср. Кольтгофф, 7), следует, что смеси слабых кислот с их солями смещают свою реакцию при разбавлении в щелочную сторону, тогда как смеси слабых оснований и их солей приобретают при разбавлении более кислую реакцию. Данные таблицы 4 позволяют думать, что буферная система вытяжки из семян лупина должна быть отнесена к типу кислотных буферных смесей.

Дальнейшие опыты показали, что между буферным действием исследуемой вытяжки и содержанием в ней алкалоидов имеется определенная связь. Табл. 5 иллюстрирует зависимость смещения P_H воды при набухании в ней семян лупина от количества поступивших в нее алкалоидов, определяемого интенсивностью реакции Бухарда.

ТАБЛИЦА 5

P_H воды = 5,6

Время набухания семян в воде	P_H вытяжки	Результаты действия реактива Бухарда
0	5,6	Окраска воды желтая
10 мин.	5,9	Осадка нет, но жидкость имеет красноватый оттенок, не наблюдаемый в контрольной порции.
20 „	5,9	
40 „	5,9	Отчетливый красно-коричневый осадок
50 „	6,0	Густой красно-коричневый осадок

Если предполагать, что алкалоиды входят в состав буферной системы исследуемой вытяжки, то удаление их из раствора должно было бы существенно изменить буферные свойства последнего. Однако практически удаление алкалоидов связано с введением в раствор некоторого избытка осаждающего реактива, способного может быть самостоятельно в той или иной мере изменить свойства изучаемого раствора. При этом невозможно учесть изменений, происходящих в вытяжке, так как ни химический состав многих осадителей, ни характер их соединения с алкалоидами не выяснены с достаточной определенностью. Все же я попытался построить кривые потенциометрического титрования вытяжки после осторожного (во избежание избытка реактива) осаждения в ней алкалоидов раствором таннина и реактивом Мейера. Эти кривые изображены на рис. 3. Они позволяют констатировать лишь определенное изменение буферных свойств вытяжки после осаждения в ней алкалоидов.

Так как алкалоиды не являются амфолитами, то связь буферных свойств вытяжки с их присутствием может быть объяснена только допущением, что они входят в состав буферной смеси, находящейся в вытяжке. При этом в растворе может присутствовать или смесь свободного основания алкалоида с его солью или смесь соли алкалоида и какой-нибудь кислоты с той же кислотой, находящейся в свободном состоянии. Второе предположение является гораздо более вероятным по следующим соображениям. Во-первых, свободные алкалоиды, в противоположность их солям, в большинстве случаев нерастворимы в воде и потому вряд ли могут находиться в водной вытяжке.

Во-вторых, известно, что максимум буферного действия смеси слабого основания с солью этого основания и сильной кислоты осуществляются при величине P_{OH}, равной отрицательному логарифму константы диссоциации слабого основания (P_{BOH}). При удалении из $1^1/_2$ единицы в обе стороны от этой точки буферное действие смеси практически прекращается (3). Из семян различных видов лупина в настоящее время выделено 3 алкалоида: спартеин, лупанин и лупинин (8, 9, 10). Строение и свойства этих алкалоидов еще не изучены с достаточной полнотой, но все они являются, несомненно, сильными основаниями. Так константа 1-й ступени диссоциации спартеина по Вейзе и Леви (Weise и Levy) выражается числом $1,0 \cdot 10^{-2}$ и по Кольтгоффу (11) — $5,7 \cdot 10^{-3}$. Главный алкалоид семян синего лупина — лупанин по данным Сольдаини (Soldaini) очень близок к спартеину, и потому его константа диссоциации выражается, вероятно, также величиной порядка 10^{-2}. Если вытяжка из семян лупина содержит смесь свободного алкалоида и его соли, то максимум буферного действия такой смеси должен наблюдаться при $P_{OH} = 2$, т. е. при $P_H = 12$. В этом случае прекращение буферного действия вытяжки должно происходить при $P_H = 10,5$ и при $P_H = 13,5$. Так как фактически исследуемая вытяжка имеет $P_H = 6,5$ и обладает определенной буферной способностью, то предположение об основном характере буферной смеси является неприемлемым. Гораздо более вероятно присутствие в вытяжке буферной смеси слабой органической кислоты с солью этой кислоты и алкалоида. Подобное предположение подтверждается также направлением смещения P_H вытяжки при разбавлении ее водой.

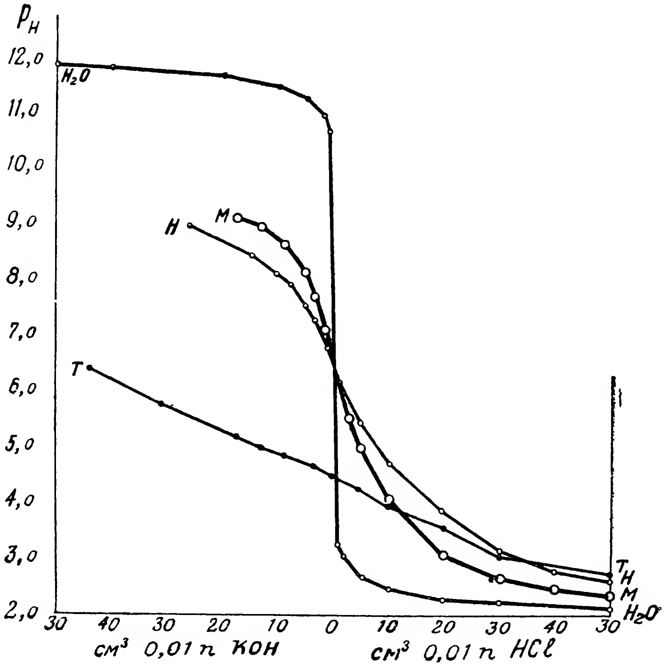


Рис. 3. H_2O — кривая титрования дестиллированной воды. H — кривая титрования вытяжки из семян лупина. T — кривая титрования вытяжки из семян лупина после осаждения в ней алкалоидов раствором таннина. M — кривая титрования вытяжки из семян лупина после осаждения в ней алкалоидов реактивом Мейера. Крайние числа по оси абсцисс должны быть „50“ и „50“ вместо „30“.

Однако буферная способность вытяжки из семян лупина не может быть полностью объяснена только свойствами находящейся в вытяжке буферной смеси кислоты и ее соли с алкалоидом. Обращаясь к кривым титрования исследуемой вытяжки (рис. 1 и 2), мы вынуждены констатировать, что по своей форме эти кривые мало соответствуют нейтрализационным кривым буферных смесей. Даже слабые растворы последних дают при титровании вначале очень постепенно поднимающуюся нейтрализационную кривую, которая в момент исчерпания буферной емкости смеси делает более или менее резкий скачок. В противоположность этому кривые титрования вытяжки из семян лупина имеют довольно крутой подъем и идут совершенно плавно.

Таким образом, если с одной стороны представляется очень вероятным присутствие в вытяжке буферной смеси некоторой кислоты и соли ее с алкалоидом, то с другой стороны ряд соображений говорит за то, что буферная способность вытяжки обусловлена присутствием в ней амфотерного электролита. Так как каждая из упомянутых возможностей не в состоянии объяснить самостоятельно буферных свойств вытяжки, то нужно думать, что эти свойства являются следствием совместного действия нескольких факторов, находящихся между собою в некотором сочетании. Однако не следует предполагать слишком большого разнообразия составных частей вытяжки, обусловливающих ее буферную способность, так как в этом случае кривые титрования не могли бы иметь определенной формы, но заключали бы в себе многочисленные „скачки“ и перегибы. На основании же равномерного хода кривых титрования можно утверждать, что вытяжка содержит вполне определенную буферную систему, являющуюся основой буферной способности вытяжки, хотя вероятно действие этой системы несколько затемняется присутствием других веществ в составе вытяжки.

Мне кажется, что все изложенные факты могут быть объяснены наиболее полно, если принять, что основная буферная система вытяжки состоит из смеси аминокислоты и соли этой аминокислоты с алкалоидом. Буферные свойства такой смеси по отношению к прибавляемой кислоте или щелочи должны проявляться следующим образом. При прибавлении кислоты, с одной стороны, протекает реакция между этой кислотой и солью аминокислоты и алкалоида, в результате чего освобождается слабая аминокислота, и с другой — основная группа свободной аминокислоты реагирует с прибавленной сильной кислотой, образуя соль. Вследствие гидролиза этой последней раствор довольно быстро смещает свою реакцию в кислую сторону, что выражается более или менее крутым подъемом нейтрализационной кривой. При этом кривая может итти совершенно плавно, не образуя скачка в момент нейтрализации всей буферной смеси, так как этот момент соответствует лишь разложению всей соли аминокислоты и алкалоида, после чего раствор продолжает оказывать буферное действие за счет содержания в нем амфолита. Естественно, что вычисление степени гидролиза соли, образуемой основной группой аминокислоты с прибавляемой сильной кислотой, не может дать по ходу титрования какой-нибудь закономерной картины (табл. 2).

При прибавлении щелочи к предполагаемой буферной смеси должна происходить нейтрализация свободной аминокислоты, являющейся составной частью этой смеси. Так как в этом случае процесс собственно буферного действия смеси полностью совпадает с процессом нейтрализации амфолита, то величина степени гидролиза возникающей соли должна оставаться постоянной по всему ходу титрования. Это и наблюдается в действительности (табл. 3). Общий характер кривой также должен отвечать характеру кривой титрования амфолита.

Приведенные соображения обосновывают, мне кажется, в достаточной степени изложенную выше гипотезу о причинах буферного действия вытяжки из семян лупина. Теперь попытаемся вычислить соотношение концентраций компонентов рассматриваемой буферной смеси, а также определить величину кислотной константы диссоциации аминокислоты, находящейся в соединении с алкалоидом. При этом для проведения нужных вычислений я считаю возможным допустить, что при титровании вытяжки кислотой происходит лишь разложение соли аминокислоты и алкалоида без одновременной нейтрализации основной группы аминокислоты. Данные табл. 2 показывают, что в начале титрования вытяжка связывает почти всю прибавляемую кислоту (98—99%). Между 20 и 25 *см*^{3} прибавленной 0,01 n HCl процент поглощаемой кислоты заметно уменьшается. Вероятно, в этом интервале исчерпывается буферная емкость смеси, и в дальнейшем раствор обнаруживает лишь амфолитные свойства. В начале титрования, когда прибавляемая кислота поглощается как буферной смесью, так и основной группой аминокислоты, нейтрализационная сила буферной смеси является величиной, значительно превосходящей нейтрализационную способность амфолита, который вследствие сильного гидролиза возникающей соли может связать лишь незначительную долю всей прибавляемой кислоты. Отсюда вытекает возможность рассматривать вытяжку как буферную смесь и применять к ней соответствующие формулы, не считаясь с ее амфолитными свойствами. Результаты подобных вычислений могут считаться правильными, если при этом не будет захвачена часть кривой титрования, выходящая за пределы интервала в 20—25 *см*^{3} прибавленной HCl, так как в следующие моменты титрования малая величина процента связанной кислоты заставляет сомневаться в дальнейшем существовании буферной смеси.

Если вытяжка содержит буферную смесь кислотного типа, то величина концентрации водородных ионов в ней определяется следующим основным уравнением:

$$[\mathrm{H}^{\cdot}] = \mathrm{K}_{\mathrm{HA}} \frac{\mathrm{C}_{\mathrm{k}}}{\mathrm{C}_{\mathrm{c}} \cdot \mathrm{f}_{\mathrm{a}}}$$

или

$$\mathrm{P}_{\mathrm{H}} = \mathrm{P}_{\mathrm{HA}} + \lg \mathrm{C}_{\mathrm{c}} - \lg \mathrm{C}_{\mathrm{k}} + \lg \mathrm{f}_{\mathrm{a}} \quad \ldots \quad \ldots (1)$$

где P_{HA} — отриц. логарифм константы диссоциации кислоты $(\mathrm{K}_{\mathrm{HA}})$;
C_{c} — общая концентрация соли в нормалях;
C_{k} — » » кислоты » ;
f_{a} — коэфициент активности соли.

Так как концентрация компонентов буферной смеси в вытяжке является несомненно низкой (для титрования применяются 0,01 n растворы HCl и KOH), то коэфициент активности соли f_{a} можно принять равным единице. Для вычисления величины C_{k} и C_{c} необходимо определить момент окончания титрования вытяжки щелочью и кислотой. Так как в обоих случаях этот момент не сопровождается „скачком“ кривой (рис. 1 и 2), то для вычисления величин C_{k} и C_{c} я предлагаю следующий способ.

Возьмем несколько точек на кривой титрования вытяжки (рис. 1 и 2) и допустим, что в каждой из этих точек имеется избыток прибавляемого реактива (HCl или KOH), равный 1 *см*^{3}. Тогда, зная титр употребляемой кислоты или щелочи и зная разбавление раствора в данной точке кривой, нетрудно вычислить величину концентрации водородных ионов раствора в рассматриваемый момент. Проведя подобные вычисления для ряда точек экспериментальной кривой, получим дополнительную кривую, обозначенную на рис. 1 и 2 буквами *AB*. Точка пересечения кривой титрования вытяжки и вспомогательной линии *AB* соответствует тому моменту, когда избыток прибавляемого реактива равен 1 *см*^{3}. Проектируя эту точку на ось абсцисс, нетрудно определить, при каком количестве *см*^{3} прибавленного раствора его избыток равен 1 *см*^{3}. Установив затем момент нейтрализации титруемой кислоты или соли, можно вычислить величины C_k и C_c в грамм-эквивалентах на литр. Из рис. 1 видно, что момент разложения всей соли соответствует 22,25 *см*^{3} прибавленной HCl, чем подтверждается высказанное ранее предположение о нейтрализации буферной смеси в интервале 20—25 *см*^{3} прибавленной кислоты.

Рис. 2 показывает, что при титровании вытяжки щелочью не удалось достигнуть пересечения нейтрализационной и вспомогательной кривых (окисление гидрохинона не позволило продолжать титрование). Поэтому определение величины C_k я произвел следующим образом.

Пусть актуальная реакция вытяжки из семян лупина до начала титрования обозначена через P'_H, концентрация кислоты $C'_k = a$ и концентрация соли $C'_c = b$.

Тогда: $P'_H = P_{HA} + \lg b - \lg a$.

По мере титрования буферной смеси раствором KOH концентрация кислоты уменьшается, а концентрация соли растет, вследствие чего величина отношения C'_k/C'_c непрерывно убывает. Наступает момент когда новое отношение C''_K/C''_C представляет собой величину, в 10 раз меньшую чем исходное отношение C'_k/C'_c, существовавшее в вытяжке до начала титрования. Пусть для достижения этого нового отношения потребовалось *x* грамм-эквивал. KOH, и актуальная реакция раствора выражается в этот момент величиной P''_H.

Тогда:

$$[H^{\cdot}]'' = K_{HA}\frac{C'_K}{C'_c\cdot 0} = K_{HA}\frac{a}{b\cdot 10}$$

$$P''_H = P_{HA} + \lg b - \lg a + 1$$

Далее:

$$\frac{C'_k}{C''_c} = \frac{a-x}{b+x}\,; \qquad \frac{a}{b} = 10\cdot\frac{a-x}{b+x}$$

$$a = \frac{10\,bx}{9b-x}\quad\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\quad(2)$$

С помощью последнего уравнения легко вычислить значение $a = C_k$, т. е. определить величину концентрации кислоты, входящей в состав буферной системы вытяжки. Величина $C_c = b$ определяется по кривой титрования вытяжки кислотой способом, указанным выше. Величина *x*, представляющая собой число грамм-эквивалентов KOH, потребное для смещения P_H вытяжки на единицу от исходного значения, определяется по кривой титрования вытяжки с помощью щелочи (рис. 2). Зная величины C_k и C_c, а также начальное P_H вытяжки, легко вычислить значение константы диссоциации кислоты, исходя из основного уравнения буферной смеси (1).

Для проверки предлагаемого метода я произвел определение константы диссоциации уксусной кислоты по вычисленному ходу титрования ацетатной смеси. В результате получилось значение константы равное $1{,}84\cdot 10^{-5}$ при теоретической величине в $1{,}82\cdot 10^{-5}$. Это позволяет считать предлагаемый метод достаточно точным.

Вычисление величины константы диссоциации кислоты, а также концентраций обоих компонентов буферной смеси, было проведено для вытяжек, полученных в результате набухания семян лупина в дестиллированной воде в течение 2, 4, 6 и 15 часов. Результаты этих вычислений сведены в таблице 6.

ТАБЛИЦА 6

Время набухания семян в воде.	Исходное P_H	C_c в нормалях	C_k в нормалях	K_{HA}
2 часа	6,40	0,00187	0,00057	$1{,}28 \cdot 10^{-6}$
4 „	6,43	0,0035	0,00085	$1{,}51 \cdot 10^{-6}$
6 „	6,50	0,0057	0,00186	$1{,}00 \cdot 10^{-6}$
15 час.	6,51	0,0111	0,00285	$1{,}20 \cdot 10^{-6}$

Цифры, приведенные в таблице, показывают, что концентрация компонентов буферной смеси тесно связана со временем набухания семян в воде, тогда как константы диссоциации кислоты и следовательно характер буферной системы не подвергаются при этом изменениям. Хорошая сходимость величины константы диссоциации кислоты по различным срокам набухания семян в воде является дополнительным подтверждением правильности развиваемого здесь взгляда на характер буферной способности вытяжки из семян лупина. Об этом говорит также существование ряда ароматических аминокислот с величиной кислотной константы диссоциации порядка 10^{-6} (12).

В заключение необходимо остановиться на тех особенностях вытяжки из семян лупина, которые не могут быть объяснены развиваемой здесь гипотезой о причинах буферных свойств вытяжки, но требуют дополнительных предположений. Таких особенностей две. Во-первых, упомянутая гипотеза требует постоянства величины степени гидролиза соли, возникающей при титровании вытяжки кислотой после момента нейтрализации всей буферной смеси, так как с этого момента буферное действие оказывает лишь основная группа свободной аминокислоты. Подобного постоянства величины степени гидролиза в действительности не наблюдается (табл. 2). Во-вторых, вычисление показывает, что при титровании вытяжки щелочью свободная аминокислота, входящая в состав буферной смеси, полностью нейтрализуется после прибавления 5 *см*^{3} 0,01 n KOH, тогда как в действительности буферное действие вытяжки продолжается и при дальнейшем титровании. Обе упомянутые особенности я считаю возможным объяснить предположением о присутствии в вытяжке других аминокислот, близко стоящих к той кислоте, которая находится в соединении с алкалоидом и является основным компонентом изучаемой буферной системы.

Возможно, что и другие обстоятельства осложняют картину буферного действия содержащейся в вытяжке смеси.

Основные выводы

В результате настоящего исследования я считаю возможным сделать следующие выводы:

1. Вытяжка из семян лупина, полученная путем набухания семян в дестиллированной воде, обладает ясно выраженными буферными свойствами по отношению к прибавляемой кислоте и щелочи.

2. Буферная способность вытяжки усиливается при увеличении срока набухания семян в воде.

3. При разбавлении вытяжки дестиллированной водой величина ее актуальной реакции незначительно изменяется в сторону уменьшения концентрации водородных ионов.

4. Основной причиной буферной способности вытяжки является наличие в ней буферной смеси свободной аминокислоты и соли этой аминокислоты и алкалоида. Аминокислота относится к ароматическому ряду и содержит фенольную группу. Кислотная константа диссоциации аминокислоты выражается величиной порядка 10^{-6}. Алкалоид является сильным основанием с величиной константы диссоциации порядка 10^{-2}. Соотношение концентраций свободной аминокислоты и ее алкалоидной соли C_k/C_c приблизительно равно $^1/_4$. Помимо этой смеси в вытяжке присутствуют другие буферящие вещества второстепенного значения.

5. В процессе набухания семян характер буферной системы внешнего раствора не изменяется и лишь постепенно увеличивается концентрация компонентов смеси.

6. Одно из возможных значений алкалоидов для растительных клеток заключается в том, что алкалоиды в качестве оснований могут участвовать в буферных смесях, с помощью которых регулируют внутреннюю величину концентрации водородных ионов.

Настоящее исследование выполнено в лаборатории Физиологии и Химии растений Томского государственного университета. Автор приносит свою благодарность проф. П. В. Савостину и доц. К. В. Сапожниковой за общее руководство работой и многочисленные указания, чрезвычайно облегчившие выполнение этого исследования.

Омск
Сибирский Институт
сельского хозяйства

Литература

1. Pringsheim. Untersuchungen über Samenquellung. Planta 1930. — 2. Домонтович. Научно-Агрономический журнал № 11, 1925. — 3. Мисловитцер. Определение концентрации водородных ионов в жидкостях. ГИЗ. 1932. — 4. Osborne. Darstellung der Proteine der Pflanzenwelt. Handbuch der biochem. Arbeitsmethoden von Abderhalden. Band II. 1910. — 5. Прянишников. Белковые вещества. 1926. — 6. Mayeda S. Biochemische Zeitschrift. B. 197. Heft 4—6. 1928. — 7. Kolthoff I. H.. Biochem. Zeitschrift. B. 195. H. 4—6. 1928. — 8. Czapek F. Biochemie der Pflanzen. Band III. 1926. — 9. Schmidt J. Methoden zur Darstellung von Alkaloiden. Handbuch der biochem. Arbeitsmethoden von Abderhalden. Band II. 1910. — 10. Иванов Н. Н. Проблема безалкалоидного лупина. 1932. — 11. Кольтгофф И. М. Применение цветных индикаторов. 1929. — 12. Landolt-Börnstein. Physikalisch-chemische Tabellen. 1926.

A. B. VAKAR

On the buffering power of lupine seeds

Summary

The analysis of the curves of potentiometric titration of an extract obtained from Blue Lupine seeds of low germinating power (15%) soaked in distilled water, and some additionnal experiments lead us to the following conclusions:

1. The extract possesses a manifest buffering power against the addition of an acid or alkali.

2. The buffering power of the extract increases with prolonged soaking.

3. When the extract is diluted with distilled water, the value of its actual reaction slightly modifies showing a lower hydrogen ion concentration.

4. The buffering power of the extract is caused by the presence of a buffer mixture of free amino-acid and alkaloids. The amino-acid belongs to the aromatic class and contains the phenol group. The acid constant of the disassociation of the amino-acid has a value approaching 10^{-6}. The alkaloid is a strong base, the value of its disassociation constant being of the 10^{-2} order. The proportion of the concentration of the free amino-acid and its alkaloid salt $\frac{C_k}{C_c}$ is approximately $^1/_4$. Besides this mixture, some other buffering substances of secondary importance are present in the extract.

5. In the process of swelling, the character of the buffer system of the outward solution does not change, except a gradual increase in the concentration of the mixture components.

6. The alkaloids may have, inter alia, a certain value for the vegetative cells, for alkaloids, as bases, may occur in buffer mixtures by which the cells control the inward degree of the hydrogen ion concentration.

ТОМ 20 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1935 № 4
TOME 20 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1935 № 4

З. Э. БЕККЕР

Микро-шкала для определения P_H под микроскопом

С 1 рисунком

(Получено 19/VI 1934)

(Из Микробиологической лаборатории Центрального научно-исследовательского института химии пищевых средств. Научный руководитель лаборатории проф. Я. Я. Никитинский)

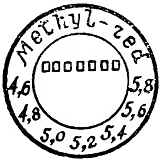
Определение активной реакции в живых клетках и тканях до сих пор производилось преимущественно колориметрическим методом, так как потенциометрический метод[1] является менее пригодным для этих целей и более сложным. При колориметрическом методе определения активной реакции применялись с одной стороны индикаторы искусственные, а с другой — естественные, находящиеся нормально в живых клетках. Искусственные индикаторы вводились или путем прижизненной окраски объекта раствором индикатора [см. Шеде (Schaede 1924, 4), Пантэн (Pantin 1923, 5), Румянцев и Кедровский (Rumiantzew und Kedrowsky 1927, 6), Гутштейн (Gutstein 1932, 7), а также сводный реферат Пфейффера (Pfeiffer 1927, 8) и монографию Смолл (Small 1929, 3)]; или довольно грубым методом раздавливания ткани в индикаторе [Грэфф (Gräff 1924, 9); см. также Рубинштейн 1932, 10]; или, наконец, методом микро-инъекции.[2] Применявшиеся для определения внутриклеточного P_H естественные индикаторы—антоцианы клеточного сока растений [цветов—см. Хаас (Haas 1916, 15), Ирвин (Irwin 1919, 16) и Смис (Smith 1933, 17); или эпидермиса листа см. Колландер, Турпейнен и Фабрициус (Collander, Turpeinen und Fabritius 1931, 18); также см. Пфейффер (8) и Смолл (3)] и пигменты некоторых животных [пигмент *Chromodoris zebra* у Крозье (Crosier 1916, 19) и пигмент энтедонин из эпителия голотурии у Гарвей (Harvey 1914, 20)]. Существует два типа количественных колориметрических методов определения P_H. Метод RIM (Rango Indicator Method) заключается в сравнении окраски исследуемого материала в различных индикаторах [см. Шмидтманн (11), Гикльгорн и Келлер (Gicklhorn und Keller 1926, 21), Гутштейн (7), Чемберс (12) и монографию Смолл (3)]. Но этот метод не всегда применим, так как легко проникают в клетку только немногие индикаторы и большей частью вместо необходимого для RIM ряда индикаторов приходится ограничиваться одним-двумя. Поэтому вместо RIM приходится применять обладающие даже большей точностью, чем RIM, но могущие давать в условиях живой клетки большие белковые и солевые ошибки, измененные в микро-методы способы Михаэлис и Жиллеспи. Однако для сравнительных изучений они вполне пригодны, так как в случае сравнения двух идентичных объектов, даже при ошибке в абсолютной цифре P_H, относительные его значения будут верны и ошибка элиминируется. Приспособлений для применения этого метода существует не много. Пантэн (5) применял для определения P_H под микроскопом стандартную шкалу буферных растворов с добавлением индикатора в пробирках, помещенных перед зеркалом микроскопа. Свет, проходя через одну из пробирок шкалы, находящуюся в данный момент перед зеркалом, принимал цвет раствора, и поле микроскопа окрашивалось в соответствующий тон. При несоответствии между фоном поля и окраской объекта, объект казался темнее или светлее фона, при одинаковом оттенке он был прозрачен. Этот метод позднее применялся для определения P_H при помощи естественных индикаторов — антоцианов Смис (17) и др. Тот же метод, но видоизмененный, применялся Рейсс (Reiss 1927, 22), который пользовался вместо шкалы из буферных растворов двойным клином (Doppelkeil) Бьеррума, помещая его также перед зеркалом микроскопа. Нидгэм И. и Нидгэм Д. (13, 14) и ряд др. исследователей применяли вводимые в поле микроскопа капилляры, содержащие буферный раствор с индикаторами. Этот метод был видоизменен Захаровой (1925, 23), помещавшей шкалу в капиллярах перед зеркалом рисовального аппарата Аббе, совмещая таким образом изображение шкалы с объектом в микроскопе. Наконец, Влес (Vlès 1924, 24) также переместил шкалу в окуляр при помощи довольно сложного приспособления. Не говоря уже о методе RIM, обладающем малой точностью и часто затруднительном, вследствие плохого проникновения большинства индикаторов в клетку, все остальные методы прямого определения P_H имеют свои недостатки. Наиболее удобное приспособление Влес (24) очень сложно по своей конструкции и мало доступно для кустарного выполнения. Испробованные мною методы Пантэн (5) и Захаровой (24) оказались неудовлетворительными. В обоих случаях мне не удалось достигнуть достаточной чистоты и ясности оттенка шкалы. Метод Пантэн очень затрудняет определение, так как густота окраски фона и объекта всегда сильно отличны. При применении метода Захаровой мне так и не удалось наладить аппарат так, чтобы изображение шкалы давало достаточно яркие тона. Кроме того общим недостатком рассмотренных методов является то, что в большинстве из них, напр. в методах Пантэн (5) и Рейсс (22), приходится передвигать шкалу перед зеркалом микроскопа, что очень затрудняет работу с движущимся объектом (напр. с инфузорией), с которым мне пришлось иметь дело. Для движущегося объекта, за которым приходится все время следить при помощи крестообразного столика, необходимо было перенести всю шкалу в окуляр, при помоши какого-нибудь простого приспособления, о чем и будет речь в этой статье.

---

[1] См. определение P_H в клетках *Nitella* у **Тейлор и Витакер** (Taylor and Witaker, 1927, 1) и определение подкожного P_H у человека в работе Шаде и Майр (Schade und Mayr 1928, 2), а также монографию Смолл (Small, 1929, 3).

[2] Микро-инъекция производится путем введения в клетку крупинки индикатора на кончике микро-иглы по Шмидтманн (Schmidtmann 1924, 11), или раствора индикатора микро-пипеткой по Чемберс (Chambers 1927, 12), Нидгэм И. и Нидгэм Д. (Needham J. and Needham D. 1925, 13; 1926, 14) и др.; см. также у Прейффер (8), Смолл (3) и Рубинштейн (10).

В течение 1933 г. мною была проведена работа по изучению изменения внутриклеточного P_H в клетках волосков тычиночных нитей *Tradescantia virginica* и в клетке *Paramaecium caudatum*. Для проведения этого исследования было сконструировано небольшое приспособление в виде микро-шкалы, устроенной по типу окулярного микрометра. Для получения этой микро-шкалы были взяты индикаторные листки (Indicatorfolie) П. Вульф (P. Wulff 1926, 25, 26) из Folien-Kolorimeter Лаутеншлегера (Lautenschläger). Такой листок, окрашенный до желаемой густоты, путем нагревания его в концентрированном растворе индикатора, нарезался на кусочки от 1—2 *мм* в длину и 0,5—0,75 *мм* в ширину. Эти кусочки помещались в буферные растворы различного P_H [смеси приготовлялись по Мак Ильвену (Mc Ilvaine), см. Кольтгоф 1929, 27, стр. 181], и через несколько минут тон окраски их изменялся. Изменение их цвета не соответствовало однако оттенку индикатора в водном растворе той же буферной смеси (очевидно, это зависит от свойств коллоидных листков; кроме того диапазон, в котором изменяется цвет окрашенных индикатором листков, больше, чем диапазон этого индикатора в водном растворе), поэтому окрашенные в буферных растворах листки подсушивались и затем с лупой подбиралась из них шкала, по оттенкам соответствующая оттенкам индикатора в шкале буферных растворов с переходом через 0,2 P_H, как в обычных колориметрических шкалах. В моих опытах применялось два индикатора: естественный, антоциан *Tradescantia virginica* и Methylrot для *Paramaecium*. Соответственно по двум индикаторам были приготовлены шкалы. Шкала для Methylrot была приготовлена на круглом покровном стекле, на которое была нанесена очень тонкая нить канадского бальзама. Этой нитью были приклеены в ряд листочки, составляющие шкалу. Затем лишние концы нити смывались ксилолом, край смазывался канадским бальзамом, и сверху накладывалось второе круглое покровное стеклышко. Таким образом листки шкалы оказывались в воздухе между двумя стеклышками, приклеенные только одним своим краем канадским бальзамом. Все это вклеивалось в металлическое кольцо, по краю которого наносились соответственные значения P_H для каждого листка шкалы (рис. 1). Такое кольцо имеет всего 19 *мм* в поперечнике и свободно вкладывается в окуляр любого микроскопа, подобно окулярному микрометру. Для большей ясности поля конечно желательно было бы избегнуть воздушной среды между стеклами, но, к сожалению, мне не удалось подобрать соответствующей твердой среды, так как во всех средах происходило изменение оттенка листков, вследствие подкисления или подщелочения. Другой индикатор-антоциан получался путем кипячения лепестков цветов традесканции в воде. После этого раствор антоциана концентрировался, и составлялась соответствующая буферная шкала с промежутками P_H 0.5, так как антоциан этот имеет только очень грубые переходы. Листки окрашивались так же как и в случае Methylrot, и точно так же составлялась из них шкала, только далее эту шкалу удавалось заключить в канадский бальзам, в котором она сохраняла свой цвет даже лучше чем на воздухе. Вообще антоциан довольно неустойчив, но в моих условиях шкала могла функционировать в течение 2-3 месяцев в неизмененном виде, тогда как в водной буферной шкале оттенки изменялись даже быстрее. Все-таки такая шкала недолговечна, и со временем (месяца через 3-4) ее оттенки выравниваются до некоторого сред-



Микро-шкала для определения pH под микроскопом (в натуральную величину).

него или дают неожиданные скачки, тогда как шкала с Methylrot очень постоянна. Мои шкалы по Methylrot, хранившиеся в течение 8—10 месяцев, остались совершенно неизмененными. В заключение отмечу, что, пользуясь этими микро-шкалами, я провела в течение текущего года всю работу по сравнительному изучению действия различных кислот и CO_2 на живую клетку и в моей практике это простое, вполне доступное для собственноручного изготовления приспособление дало наилучшие результаты. Думаю, что (в особенности после некоторых дальнейших усовершенствований) эта микро-шкала, вполне пригодная и для других индикаторов, может с успехом применяться для аналогичных исследований. О преимуществах ее перед другими приспособлениями, в особенности для подвижных объектов, уже говорилось.

Резюме

Из окрашенных Methylrot или антоцианом листочков из „Folienkolorimeter“ П. Вульф была изготовлена микро-шкала для определения P_H под микроскопом, наклеенная на вставленное в металлическое кольцо покровное стекло и свободно вкладывающаяся в окуляр любого микроскопа, подобно окулярному микрометру. Применение этой шкалы имеет большие преимущества в сравнении с методами Пантэн и Захаровой, так как ясность тонов здесь несравненно больше. Особенно удобно это приспособление для работы с движущимся объектом, так как шкала имеет фиксированное положение и в передвижении (как при методе Пантэн и Рейсс) не нуждается. Кроме того изготовление шкалы очень просто и доступно каждому в противоположность удобному, но очень сложному приспособлению Влес.

Литература

1. Taylor C. V. and Witaker D. M. Protoplasma, 3 (1927) 1. — 2. Schade N. und Mayr K. Abderhaldens Handb. d. Biol. Arbeitsmeth Abt. III, Physikalisch-chemische Methode, Teil A, H. 7 (1928), 1373. — 3. Small J. Hydrogen-ion concentration in plant cells and tissues. Protoplasma-Monographien, 2 (1929). — 4. Schaede R. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesell., 42 (1924), 219.—5. Pantin, C. F. A. Nature, 111 (1923), 81. — 6. Rumiantzew A. und Kedrowsky B. Protoplasma, 1 (1927), 189. — 7. Gutstein M. Protoplasma, 17 (1932), 454. — 8. Pfeiffer N. Protoplasma, 1 (1927), 434. — 9. Gräff S. Beitr. zur Path. Anat., 72 (1924), 603. — 10 Рубинштейн Д. Л. Физико-химические основы оиологии. Москва. Медгиз (1932). — 11. Schmidtmann M Bioch. Zeitschr., 150 (1924), 253. — 12. Chambers R. and Pollack H. Journ. Gen. Physiol., 10 (1927), 739. — 13. Needham J. and Needham D. M. Proc. R. Soc. London, 98 (1925), 259. — 14. Needham J. and Needham D. M. Proc. R. Soc. London, 99 (1926), 173. — 15. Haas A. R. Journ. Biol. Chem., 227 (1916), 27. — 16. Irwin G. M. Journ. Gen. Physiol., 1 (1919), 399. — 17. Smith, E. P. Protoplasma, 18 (1933), 90. — 18. Collander R., Turpeinen O. and Fabritius E. Protoplasma, 13 (1931), 348.— 19. Crosier W. Journ. Biol. Chem, 24 (1916), 255; 26 (1916), 217. — 20. Harwey N. Ind. Z. Phys.-Chem. Biol. (1914), 463. — 21. Gicklhorn J. and Keller R. Zeitschr. f. Wiss. Zoolog., 127 (1926), 244. — 22. Reiss P. Le pH intérieur cellulaire. Paris (1926).—23. Zacharowa G. M. Jahrb. f. Wiss. Bot., 65 (1925), 61. — 24. Vlès F. Arch. phys. biol., 4 (1924), 1. — 25. Wulff P. Chemiker Ztg. 50 Jahrg., № 2 (1926). — 26 Wulff P. Kolloid-Zeitschrift, 40, 4 (1926). — 27 Кольтгоф И. М. Применение цветных индикаторов. Изд. 3, Москва (1929), 181.

Z. BEKKER

Micro-scale for a microscopic determination of P_H

Summary

A micro-scale for a microscopic determination of P_H was made with leaflets from the „Folienkolorimeter“ of P. Wulff, stained by Methylred or anthocyan. This scale is glued upon a cover glas fixed in a metallic ring and can be easily introduced into the ocular of any kind of microscope like an ocular micrometer. This scale possesses considerable adventages over the methods of Pantin and Zacharowa as it gives much clearer tints. This scale is especially convenient for working with moving objects, owing to its fixed position and needs no moving (as in the methods of Pantin and Reiss). It is also very easy for any one to prepare this scale, this not being the case with the very convenient, but exceedingly complicated adaptation of Vlès.

Е. А. БУШ

Заметки о кавказской флоре

С 1 рис. и картой

(Получено 1/VI 1935)

П. С. Панютин доставил мне вид рода *Pedicularis* из Предбзыбского хребта с просьбой его определить. При просмотре оказалось, что это новый вид из секции *Erostres*, который я назвала в честь коллектора.

Выяснилось, что в гербарии Ботанического Института Академии Наук СССР (БИН'а) среди неопределенных лежали тождественные экземпляры, которые не отличаются от моего нового вида *Pedicularis Panjutini* E. Busch. Благодаря этому, оказался в моем распоряжении достаточно хороший материал для описания.

Первый по времени сбора из этих экземпляров, собранный Десулави, был определен проф. Н. И. Кузнецовым как *P. condensata*, хотя у *P. condensata* MB. желтые цветы, а не пурпуровые, как у нашего вида, собранного Десулави в верховьях Теберды еще в 1899 г. Оттуда же имеется остававшийся неопределенным экземпляр, собранный Григорьевым в 1915 г., и из Абхазии есть два экземпляра: собранный Вороновым в 1902 г. и Панютиным в 1934 г. с пометкой „обильно".

Pedicularis Panjutini E. Busch относится к секции *Erostres*, бесклювых, к группе с очередными листьями, куда принадлежат *P. condensata* MB., *P. Wilhelmsiana* Fisch., *P. atropurpurea* Nordm., *P. balkharica* E. Busch.

Бзыбский хребет и верховья Теберды являются очагами, где сохранились древне-третичные элементы флоры и имеется целый ряд эндемичных для Кавказа видов. На Бзыбском хребте сохранились *Geum speciosum* Alb., *Campanula mirabilis* Alb., *C. Dzaaku* Alb. и др., а в верховьях р. Теберды растут *Ranunculus subtilis* Trautv., *Vesicaria graeca* Reut., *Rhododendron ponticum* L., *Vaccinium arctostaphylos* L., *Veronica pontica* (Rupr.) Wettst.

Pedicularis Panjutini E. Busch hoc loco n. sp. (Sect. *Erostres* Boiss.) ♃. Все растение, кроме соцветия, голое, 11—30 *см* выш., при основании с пленчатыми бурыми чешуевидными низовыми листьями широкоовальной формы, 5—7 *мм* дл. Зеленые листья широко-овальные, пластинка их 8—10 *см* дл., 4—5 *см* шир., двояко-перисто-раздельные на остроконечные пильчатые дольки, нижние на длинных (3—5 *см* дл.) черешках, верхние почти сидячие. Соцветие густое, шерстисто-спутанно-войлочное, прицветники травянистые, ланцетные, перисто-надрезанные. Чашечка колокольчатая, 6—8 *мм* дл., шерстисто-спутанно-войлочная, с треугольными короткими зубцами. Венчик пурпуровый, 17—20 *мм* дл., выходя из чашечки он под углом изогнут, с закругленной верхней губой (шлемом) без зубчиков и без носика и с трехлопастной округлой нижней губой. Нити тычинок от основания голые, в верхней части слабо волосистые или голые. Коробочка.... (рис.1).

♃. Tota (inflorescentia excepta) glabra, 11—30 *cm* alta, basi foliis infimis brunneis squamiformibus membranaceis late-ovatis, 5—7 *mm* lg. Folia viridia late-ovata, lamina 8—10 *cm* lg., 4—5 *cm*. lt., bipinnatipartita, lacinulis acutis, serratis, radicalia longipetiolata (petiolo 3—5 *cm* lg.), superiora fere sessilia. Inflorescentia densa, intricatim hirto-tomentosa, bracteae herbaceae, lanceolatae, pinnatisectae. Calyx campanulatus, 6—8 *mm* lg., intricatim hirtotomentosus, dentibus triangularibus brevibus. Corolla purpurea, 17—20 *mm* lg., supra tubum calycinum infracta, galea rotundata, edentula, erostris, labio inferiore trilobo. Filamenta a basi glabra, parte superiore sparse pilosa v. glabra. Capsula.... (fig. 1).

Обит. Кубанский край, верховья р. Теберды, между рододендронами. 2200—2600 *м*. 29. VI. 1899. Цв. Десулави! Там же. 26. VI. 1915. Цв. Григорьев! Абхазия, Бзыбский хребет, каменистые луга на г. Чипшира. 24. VIII. 1902. Цв. Воронов! Предбзыбский хребет, поляна у перевала Япсх, 1800 *м*, каменистые луга 23. VII. 1934. Цв. Панютин!

Нав. Kuban, fontes fluvii Teberda, in rhododendretis caucasici, 2200—2600 *m*. 29. VI. 1899. fl. Desoulavy! Ibidem. 26. VI. 1915. fl. Grigorjev! Abchasia, jugum Bzybicum, in pratis lapidosis montis Czipschira. 24. VIII. 1902. fl. G. Woronow! Jugum Antibzybicum, ad trajectum Japsch, 1800 *m*, in pratis lapidosis. 23. VII. 1934. fl. copiose. Panjutin!

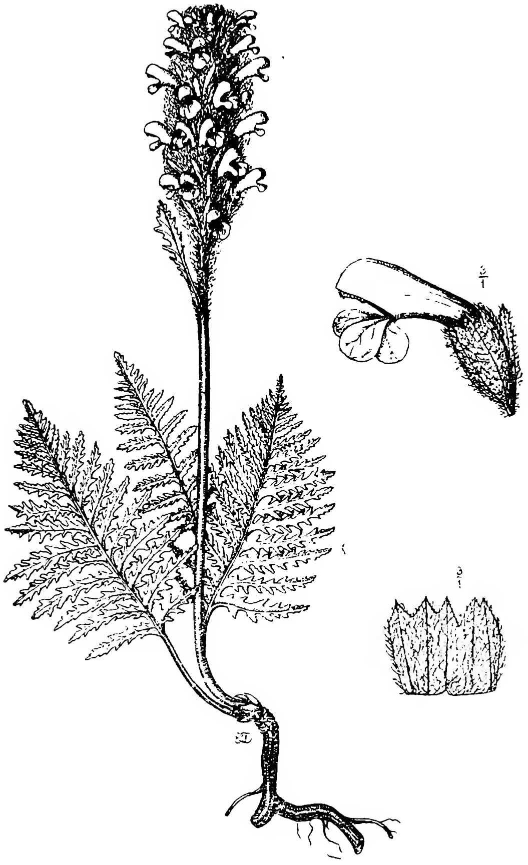


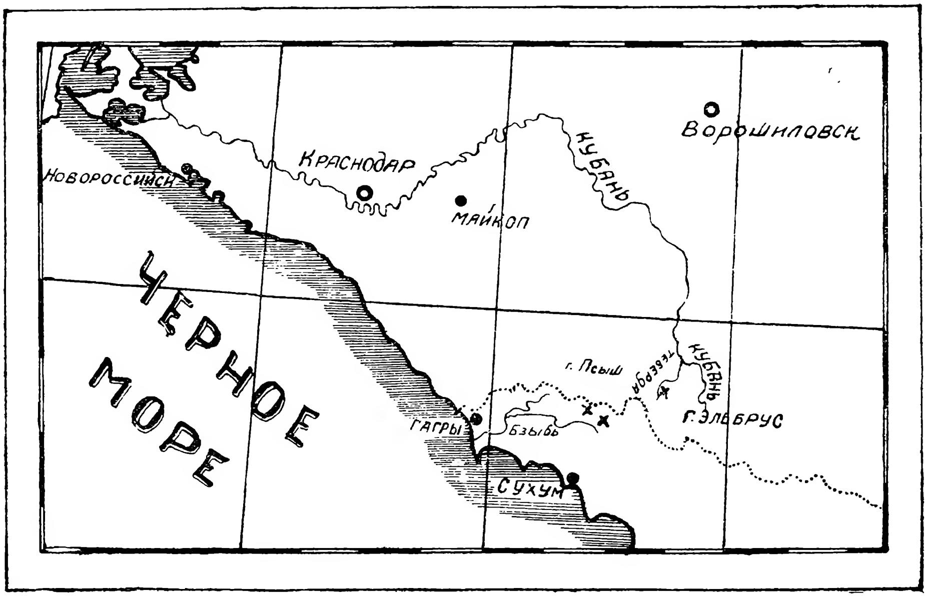
Рис. 1. Налево — облик растения *Pedicularis Panjutini* E. Busch, направо вверху — увеличенный цветок с прицветником, направо внизу — разрезанная чашечка.

Разбирая гербарий Ю. Н. Воронова, я нашла в отдельной обложке с надписью рукой Ю. Н. „*Umbelliferae*“? собранный им. и Ф. Н. Алексеенко неопределенный экземпляр *Adoxa moschatellina* L. На этикетке написано: „Prov. Daghestan, distr. Kurinsky, inter p. Duruschtal et Churudsh, in declivio boreali angustiis Magu-dara. In sylvis populneis. 22. V. 02. Leg. Alexeenko et Woronow“.

До сих пор *Adoxa moschatellina* L. была указана для Кавказа Ледебуром по Маршаллу-Биберштейну (Ledeb. Fl. Ross. II,

p. 382: in prov. caucasicis. M. a Bieb.). Во Flora Taurico-caucasica Маршалла-Биберштейна, т. I, p. 306, говорится: „Occurrit in alpestribus Caucasi“. Указание для альп Кавказа невероятно, так как *Adoxa moschatellina* L.— типичное лесное растение. У Гроссгейма во „Флоре Кавказа“, IV т., стр. 39 говорится: „После указанных старинных сборов более на Кавказе, повидимому, не собиралось. Требуется проверка нахождения его у нас, так как в гербарии Вильгельмса и Ледебура могло быть неправильно указано местонахождение“.

Прежде всего я стала искать по первоисточнику, т. е. в гербарии Маршалла-Биберштейна, и нашла два экземпляра: один из Мерефы (Украина), другой из-под Москвы, и ни одного с Кавказа. В основном же гербарии БИН'а нашлись два экземпляра: один, повидимому, имеет на этикетке надпись рукой Маршалла-Биберштейна „Caucas. WS.“, почти стершуюся, а сверху рукой Р. Ф. Нимана приписано: „*Adoxa moschatellina* L.“ и внизу рукой тоже Нимана „Кавказ Wilhelms”. Повидимому, этот самый экземпляр и приводит Маршалл-Биберштейн в своей флоре. Видимо этот экземпляр происходит с групп Минеральных Вод, где жил и собирал Вильгельмс, и собран в лесу.



Карта местонахождений (×) *Pedicularis Panjutini* E. Busch.

Второй же экземпляр, о котором говорит Гроссгейм (из гербария Ледебура) собран Ледебуром не на Кавказе, где он никогда не был, а близ Коккоза в Крыму. Ясно написанное рукой Ледебура слово „Кокоз“ было ошибочно прочитано, как „Kaukas“. Это весьма интересно, так как *Adoxa moschatellina* L. для Крыма не указана.

Очень интересная находка Алексеенко и Воронова снова подтверждает нахождение на Кавказе *Adoxa moschatellina* L. Повидимому, *Adoxa moschatellina* на Кавказе очень редка и растет в лесах нижней горной полосы и рано заканчивает свое развитие и потому легко пропускается исследователями.

E. A. BUSCH

Notizen über die kaukasische Flora

Die Verfasserin beschreibt zuerst eine neue *Pedicularis* - Art aus dem westlichen Teile des Grossen Kaukasus, nämlich von den Quellen des Flusses Teberda und vom Bzyb-Bergrücken. Die beiden interessanten Gegenden beherbergen verschiedene alt-tertiäre Floren-Relikte und eine Reihe von für den Kaukasus endemischen Pflanzenarten.

Ferner fand die Verfasserin im Herbarium des Botanischen Institutes der Akademie der Wissenschaften URSS ein Exemplar von *Adoxa moschatellina* L. aus dem Daghestan, von Alexeenko und Woronow gesammelt. Die früheren Angaben dieser Pflanze für den Kaukasus sind nicht zuverlässig. Die Verfasserin stellt gegenwärtig die Verbreitung dieser Pflanzenart im Kaukasus fest und führt dabei die *Adoxa moschatellina* L. auch zum ersten Malė für die Krim auf Grund vom authentischen Exemplar von Ledebour aus dem Dorfe Kokos an. Das Wort „Kokos“ hat man als „Kaukas“ gelesen, und darum wurde dieses Exemplar in den Kaukasus verlegt, obgleich Ledebour niemals den Kaukasus besuchte.

ТОМ 20 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1935 № 4
TOME 20 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1935 № 4

М. С. ШАЛЫТ и А. А. КАЛМЫКОВА

Корневая система растений в основных почвенных типах Украины

С 12 рисунками

(Получено 16/III 1934)

Корневая система растений, значение которой до сего времени недостаточно оценивали, заслуживает особого внимания и специальных исследований, в частности со стороны агрономов и почвоведов.

Участие растительности в почвообразовательном процессе (а растительность — один из главнейших факторов почвообразования) осуществляется, главным образом, при посредстве подземной части растений. Так, накопление органических веществ в почве и распределение их по горизонтам в значительной степени связано с корневой системой.

Образование структуры и отчасти сложение почвы в значительной мере можно также связать с корнями растений. От корней зависят отчасти и некоторые физические функциональные свойства почвы, как порозность, водопроницаемость и др.

Перенос солей из одних горизонтов почвы в другие, использование водных ресурсов, колебание уровня грунтовых вод в связи с растительностью — все эти явления, главным образом, обусловлены деятельностью корневой системы.

Мы изучаем почву не как самостоятельный изолированный объект, а как среду для растений, имея в виду изменить его так, чтобы наилучшим образом использовать для изучения растительной продукции. Поэтому ни в коем случае нельзя допустить одностороннего исследования почвы, ее морфологии, физических и химических свойств и в то же время опустить изучение того объекта, для которого нам нужна почва — растения и в частности — корневой системы.

С другой стороны самое существование растения, его водный и пищевой (в частности солевой) режим, в первую очередь, зависит от деятельности корней. Засухоустойчивость, солевыносливость, морозостойкость растений в такой же самой степени связаны с функционированием надземных органов, например листьев (в частности устьиц), как и с особенностями подземной части растений — корней, их активностью, способностью к глубинному или боковому распространению, мощностью, величиной осмотического давления клеточного сока и т. д.

Наконец, целая большая биологическая группа растений использует для своего размножения, кроме семян и подземные органы — корневища и корневые отпрыски. К этой группе принадлежит значительная часть наших многолетних сорняков. Поэтому для установления агротехнических мероприятий по борьбе с сорняками необходимо знать свойства их подземных органов.

Итак, корневую систему растений следует учитывать прежде всего при исследовании и характеристике почвенных типов. К сожалению, до настоящего времени имеется незначительное количество сведений о подземных органах растений. И лишь за последние годы произведен ряд исследований, которые дали новые материалы из этой мало изученной отрасли геоботаники. Эти ризологические[1] исследования на Украине были произведены М. Шалытом в южном черноземе, М. Шалытом, А. Калмыковой[2] — в почвах украинского правобережного Полесья, а также, под руководством автора, в обыкновенном черноземе и на почвах левобережного Полесья.[3] Отдельные исследования произведены были также П. Погребняком на полесских почвах и т. д. Поэтому, при составлении настоящего очерка пришлось ограничиться данными о корневой системе лишь в некоторых типах и разностях почв Украины. Этой же причиной объясняется и неравномерное распределение материала по разным почвенным типам и разностям.

Чернозем

А. Южный чернозем

Для южного чернозема в границах Украины характерны следующие признаки:

Невысокое содержание гумуса (4—6%).

Гумусовый горизонт небольшой мощности (50—60 *см*).

Наличие некоторого, хотя и незначительного, уплотнения нижней части гумусового горизонта, как признак известных иллювиальных процессов.

Преимущественно суглинистый механический состав (материнская порода — большей частью южный лёсс).

Южный чернозем — почва сухой степи с соответствующим водным режимом. Количество атмосферных осадков в районе распространения южных черноземов незначительно: 300—400 (450) *мм* в год. Грунтовые воды лежат на такой глубине, что большей частью совсем не могут быть использованы растительностью. Высокая температура воздуха летом вызывает понижение относительной влажности воздуха (падающей в день до 18—20%) и, значит, увеличивает испарение с поверхности почвы. Нагревание верхних слоев почвы иногда до 60° еще больше увеличивает сухость этих слоев. Итак, мы наблюдаем здесь ясно выявленную физическую сухость почвы. Наличие известного количества солей в почвенных растворах вызывает явления и физиологической сухости.

Девственную растительность на южных черноземах следует отнести к типу узколистного типце-ковыльника. Преобладает растительная ассоциация, в которой господствует: типец (*Festuca sulcata* Hack.) перистые ковыли (*Stipa ucrainica* Smirn., *S. Lessingiana* Trin.) и тырса (*Stipa capillata* L.). Все это — многолетние злаки с плотными дерновинами и ксероморфной структурой, отражающей на себе общий дефицит влаги.

---

[1] Не могу согласиться с введенным в настоящее время термином „радикология“, т. к. считаю неправильным сочетание в одном слове одного латинского корня radix и греческого λογος, а предпочитаю взять оба греческие корня.

[2] Особо следует отметить участие в работе лаборанта Л. Снигирь.

[3] Всюду — по комбинированной методике Н. А. Качинского, измененной автором, и траншейной.

Изучение корневой системы растительности этой ассоциации[1], произведенное автором путем отмывки почвенных монолитов, взятых по генетическим горизонтам (каждый горизонт или часть его — отдельный монолит), показали, что основная масса корней лежит в гумусовом горизонте, главным образом в его верхней части. Так, на площади в 1 *м*² корни распределялись по массе (в граммах)[2] так (табл. 1):

ТАБЛИЦА 1

Распределение корней типчаково-ковыльной ассоциации в южном черноземе

TABELLE 1

Wurzelverteilung in der Assoz. *Festuca sulcata* Hack. + *Stipae* im Tschernosem des Südens

Горизонты[3] Horizonte	Высота слоя в *см* Schichtenhöhe in *cm*	Во всем горизонте или части его Im ganzen Horizont oder seinem Teile			Вслое почвы в 10 *см* In der Bodenschicht von 10 *cm*	
		в *г* in gr	в проц. от общего[4] веса корней in Proz. zum allgemeinen Wurzelgewicht	из них активных[5] в проц. unter ihnen aktive in Proz.	в *г* in gr	в проц. к верхнему слою in Proz. zur obersten Schicht
H(E) 0—12 *см*	12	1288,1	42,9	96,9	1073,4	100,0
H(I) 12—37 *см*	25	1153,2	38,4	94,9	462,6	43,1
HP 37—50 *см*	13	379,4	12,6	96,4	291,8	27,2
PK 50—75 *см* . . .	25	139,3	4,7	96,0	55,8	5,2
PK 75—100 *см*	25	40,5	1,4	100,0	16,2	1,5
Всего до 1 *м*	100	3002,5	100%			
P 175—200 *см*	25	1,0	—	71	0,4	0,01

Из приведенной таблицы (см. рис. 1 диаграмму[6]1) видно, что в верхних двух третях гумусового горизонта, до глубины 37 *см*, лежит 81,3% всей массы корней, а во всем гумусовом горизонте — 93,9%. Интересно, что уменьшение количества корней (графы 6 и 7 нашей таблицы) идет довольно закономерно (что проверено на многочисленном материале), а именно: максимальное количество корней находим в приповерхностной части гумусового горизонта. Затем наблюдается постепенное, но довольно быстрое уменьшение количества корней до нижней границы гумусового горизонта, т. е. до глубины около 50 *см.*

---

[1] В Государственном институте-заповеднике „Чапли“ (Аскания Нова).

[2] Тут, как и всюду, вес воздушно-сухой массы.

[3] Горизонты обозначаем по акад. А. Н. Соколовскому (18), так как считаем, что этот способ обозначения дает наилучшее представление о процессах, характеризующих отдельные горизонты.

[4] Общий вес принят в объеме почвы до глубины 1 *м*.

[5] Активными корнями (условно) считаем корни, покрытые корневыми волосками.

[6] На диаграммах изображено распределение массы корней по генетическим почвенным горизонтам до глубины 1 *м*. Масса всюду измеряется *г*, кроме диагр. 8, 9, 11, где она вычислена по объему (в *см*³). Буквы означают названия горизонтов по труду акад. А. Н. Соколовского.

Die Diagramme zeigen die Verteilung der Wurzelmasse nach genetischen Bodenhorizonten bis zur Tiefe von 1 *m*.

Die Masse ist überall in gr. gemessen, mit Ausnahme von Diagr. 8, 9, 11, wo sie nach dem Umfang (in *cm*³) berechnet wurde. Die Buchstaben bezeichnen die Horizonte, nach der Methode von Akad. A. N. Sokolowski.

С переходом к подпочве количество корней резко и внезапно уменьшается, и с дальнейшим углублением наблюдается дальнейшее резкое падение массы корней. Впрочем, еще на глубине 2 *м* можно найти некоторое количество корней, которые здесь не заканчиваются, а идут глубже.

В связи с тем, что основную массу растительного покрова составляют злаки, не имеющие толстых корней, значительное большинство корней принадлежит к таким, которые мы условно называем „активными“ или „деятельными“. К этой категории относятся корни, покрытые корневыми волосками; в общем их около 96 — 97%.

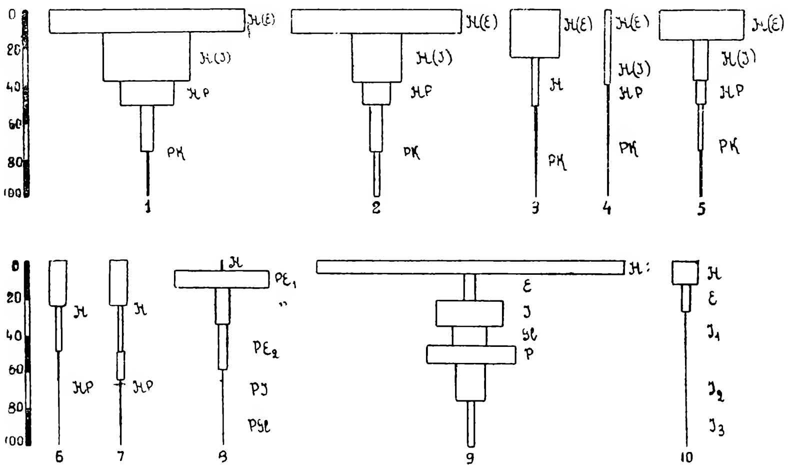


Рис. 1. 1. Ассоц. *Festuca sulcata* Hack. + *Stipae* на южном черноземе. 2. Ассоц. *Festuca sulcata* Hack.+*Pyrethrum millefoliatum* Willd. на южном черноземе. 3. Поле ржи на южном черноземе. 4. Поле пшеницы на южном черноземе. 5. Поле люцерны на южном черноземе. 6. Поле озимой пшеницы на обыкновенном черноземе. 7. Поле люцерны на обыкновенном черноземе. 8. Сухой бор на скрыто-подзолистом песке (по Погребняку). 9. Влажный субор на слабо-оподзоленном песке (по Погребняку). 10. Влажный груд на сильно-оподзоленном суглинке (по Качинскому).

Abb. 1. 1. Die Assoz. *Festuca sulcata* Hack. + *Stipae* auf Tschernosem des Südens. 2. Die Assoz. *Festuca sulcata* Hack. + *Pyrethrum millefoliatum* Willd. auf dem Tschernosem des Südens. 3. Roggenfeld auf dem Tschernosem des Südens. 4. Weizenfeld auf dem Tschernosem des Südens. 5. Luzernefeld auf dem Tschernosem des Südens. 6. Winterweizenfeld auf dem gewöhnlichen Tschernosem. 7. Luzernefeld auf dem gewöhnlichen Tschernosem. 8. Trockner Kiefernwald auf verborgen-podsoligem Sand (nach Pogrebniak). 9. Feuchter Kiefernwald mit Laubholz Beimischung auf schwach podsoliertem Sand (nach Pogrebniak). 10. Feuchter Laubholzwald auf stark podsoliertem Lehm (nach Katschinski).

Вторая ассоциация девственной растительности, широко распространенная в районе узколистных типчаково-ковыльных степей на южных черноземах, состоит преимущественно из типчака (*Festuca sulcata* Hack.) и ромашника или пиретрума (*Pyrethrum millefoliatum* Willd). К ним в значительном количестве присоединяются ковыли, тырса и келерия (*Koeleria gracilis* Pers.)

Распределение массы корней по почвенным горизонтам в этой ассоциации в общих чертах напоминает то, что мы уже видели в типчаково-ковыльной (см. табл. 2 и рис. 1, диагр. 2).

ТАБЛИЦА 2

Распределение корней ромашниковой ассоциации в южном черноземе

TABELLE 2

Wurzelverteilung in der Assoz. *Festuca sulcata* Hack.+*Pyrethrum millefoliatum* Willd. im Tschernosem des Südens

Горизонты Horizonte	Высота слоя в *см* Schichtenhöhe in *cm*	Во всем горизонте или в части его In ganzem Horizont oder seinem Teile			В слое почвы 10 *см* In der Bodenschicht von 10 *cm*	
		в *г* in gr	в проц. от общего веса корней in Proz. zum al. gemeinen Wurzelgewicht	из них активных в проц. unter ihnen aktive in Proz.	в *г* in gr	в проц. к верхнему слою = 100% in Proz. zur obersten Schicht = 100%
H (E) 0 — 12 *см*	12	1114,0	49,5	68,2	928,3	100
H (I) 12 — 37 *см*	25	681,0	30,3	79,9	272,4	29,2
HP 37 — 50 *см*	13	229,6	10,2	90,3	176,7	17,9
РК 50 — 76 *см*	26	168,5	7,5	94,9	64,3	7,0
75 — 100 *см*	24	57,0	2,5	99,3	24,0	2,6
Всего до 1 *м*	100 *см*	2251,0	100$^0/_0$	77,3	—	—
P 175—200 *см*	25	24,5	—	100	9,8	1,1

Сравнивая распределение массы корней обеих ассоциаций южного чернозема, можно увидеть, что основная разница заключается в том, что в типчаково-ромашниковой ассоциации количество неактивных корней (т. е. лишенных корневых волосков) значительно больше, чем в типчаково-ковыльной, и составляет около $23^0/_0$ всей массы корней, в то время как в последней — всего лишь около $4^0/_0$. Больше всего (относительно) неактивных корней лежит в верхнем горизонте, где начинаются самые толстые корни ромашника (*Pyrethrum*). С углублением в почву количество неактивных корней уменьшается, и на некоторой глубине почти все корни покрыты волосками.

Не менее ясная разница и в том, что в типчаково-пиретровой ассоциации даже на глубине 2 *м* находим еще значительное количество корней. Это связано с особенностями корневой системы ромашника, идущей довольно глубоко и обычно проникающей в более глубокие горизонты чем у злаков.

У корневой системы, как органа растения, функция которого заключается преимущественно в использовании питательных веществ и водных ресурсов почвы, чрезвычайно важное значение имеет размер и поверхность корней, ибо именно поверхностью происходит всасывание почвенных растворов. К сожалению, у нас нет методов для учета всей поверхности корней полностью, вместе с корневыми волосками. Поэтому приходится ограничиться данными о поверхности корней, не учитывая волосков; при этом следует помнить, что последние увеличивают поверхность в несколько раз (по некоторым подсчетам в 5—7 раз). Но и так мы получаем значительные цифры. Так, в типчаково-ковыльной ассоциации, в рассмотренном выше случае, общая поверхность суммы корней на площади в 1 $м^2$ до глубины 1 *м* (т. е в 1 $м^3$ почвы) составляет 225 $м^2$. Распределение поверхности корней по отдельным горизонтам полностью совпадает с распределением массы корней. Так, из общей суммы поверхности 225 $м^2$, в гумусовом горизонте (0,50 *см*) лежит около 213 $м^2$ или 94,8%, причем по отдельным частям гумусового горизонта корни распределяются так:

H(E) — 0—12 *см* - 82 $м^2$
H(I) — 12—37 *см* — 98 $м^2$
HP — 37—50 *см* — 33 $м^2$

Учтя мощность отдельных подгоризонтов, можно увидеть постепенное уменьшение корневой поверхности в границах гумусового горизонта. Так, в слое почвы в 10 *см* в H(E) находим около 68,5 $м^2$ корневой поверхности, H(I) — около 39 $м^2$, в HP — около 25 $м^2$. С окончанием гумусового горизонта и переходом к лёссу размер корневой поверхности сразу уменьшается. На глубине 50—75 *см* она достигает еще 12 $м^2$ (на слой почвы мощностью 10 *см* приходится около 5 $м^2$), но уже на глубине 75—100 *см* находим лишь 0,8 $м^2$ корневой поверхности (на слой почвы 10 *см* — около 0,3 $м^2$).

На еще большей глубине поверхность корней совсем незначительна. Например, на глубине 170—200 *см* она составляет всего 0,06 $м^2$ или 600 $см^2$ (на слой мощностью в 10 *см* — около 250 $см^2$). Эти цифры, во много раз меньшие величины поверхности в верхних горизонтах (напр. поверхность корней и верхней части гумусового горизонта свыше чем в 2500 раз больше, чем на глубине 175—200 *см* в пересчете на одинаковый объем почвы), все же не так малы, т. к. поверхность в несколько сот $см^2$, безусловно, в состоянии всосать значительное количество растворов. Поэтому никак нельзя считать, что глубокие горизонты подпочвы не используются растением.

В связи с тем, что указано о „снабжающей“ роли корней, интересно остановиться на соотношении надземной массы и корней. На 1 *г* воздушно-сухой надземной массы растений приходится в среднем от 8 до 14 *г* корней и 0,6 — 1,0 $м^2$ корневой поверхности в типчаково-ковыльной ассоциации и еще больше — в типчаково-ромашниковой.

Сделаем попытку кратко охарактеризовать особенности корневой системы главнейших растений девственной степи. Многолетние плотнодерновинные злаки *Festuca sulcata* Hack., *Koeleria gracilis* Pers., *Stipae*, образующие основной фон растительного покрова, имеют корневую систему одного типа (рис. 2). От дерновины отходят многочисленные корни, образующие в верхней части как бы щетку. Эти корни подходят под известным углом к поверхности и постепенно расходятся в стороны, затем на глубине 20—30 *см* они большей частью заворачивают и идут более или менее вертикально вглубь; заканчиваются большей частью на глубине 1—1,5 *м* у типчака *Festuca sulcata* Hack. и 1,5 *м* и глубже — у ковыля и тырсы (*Stipa capillata* L.). Эти корни первого порядка обладают многочисленными короткими боковыми веточками, разветвляющимися в свою очередь. Больше всего разветвлений расположено в гумусовом горизонте, где заканчивается и часть корней 1 порядка. С окончанием гумусового горизонта, далее вглубь проходят вертикальные корни с относительно короткими и мало разветвленными ветками.

Особого внимания заслуживает то, что у большинства этих злаков, кроме уже указанной системы корней, можно констатировать весьма густую и тонкую сеть сильно разветвленных корешков у самой поверхности почвы. Эти корешки, часто образующие как бы войлок вокруг дерновины, должны играть громадную роль, так как они перехватывают небольшие осадки и то незначительное количество воды, которое поступает в поверхностные слои почвы в результате росы, адсорбции воды из воздуха и конденсации ее в почве и т. д. Таким образом эти корешки служат, повидимому, преимущественно для доставки воды, а не солей. Остальная часть корневой системы имеет универсальное значение.

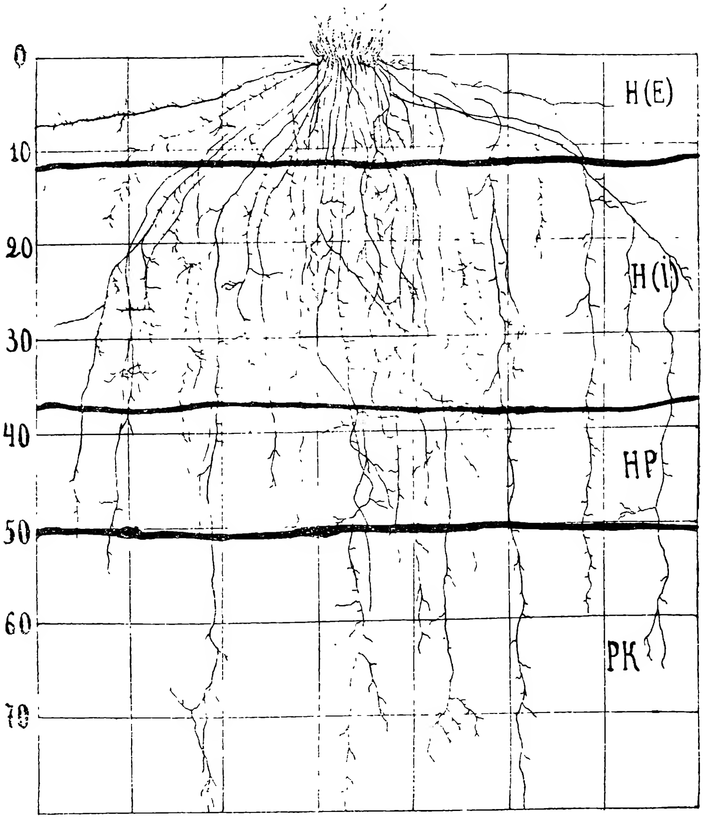


Рис. 2. Корневая система *Festuca sulcata* Hack. на южном черноземе.
Abb. 2. Das Wurzelsystem von *Festuca sulcata* Hack. in Tschernosem des Südens.

Эти наблюдения полностью совпадают с цифровыми данными, полученными в результате отмывки корней из монолитов (см. выше).

Ромашник (*Pyrethrum millefoliatum* Willd.) имеет корневую систему иного типа. От горизонтальных стеблей у этого растения отходят почти вертикально или под некоторым углом многочисленные толстые корни, сильно разветвляющиеся и покрытые многочисленными ответвлениями. У ромашника не обнаружено густой сети приповерхностных тонких корешков. Таким образом это растение не использует (или мало использует) влагу самого верхнего слоя почвы. Зато вглубь его корни идут довольно глубоко — на $1^1/_2$-2 *м* и глубже.

К той же биологической группе, что и пиретрум, принадлежат и многочисленные другие двудольные растения южной степи, как кермеки (*Statice*), зонтичные и многие другие. Они обладают довольно толстым стержневым корнем без значительного количества боковых отраслей в верхней части, проникающим довольно глубоко (1—2—3 *м* и глубже), дающим горизонтальные ответвления и использующим влагу и растворы из большого объема почвы.

К третьей биологической группе степных растений принадлежат весенние (озимые и яровые) эфемеры. Эти мелкие растения, населяющие поверхность почвы между дерновинами основных злаков, развиваются очень быстро и в течение короткого времени проходят все стадии своего развития. Они начинают вегетацию с теплыми весенними днями (март-апрель), а уже в начале и середине мая приносят спелые плоды и отмирают. Большинство их (как *Draba verna* L., *Myosotis arenaria* Schrad., *Androsace elongata* L., *Androsace maxima* L., *Alyssum minimum* Willd. и др.) — однолетники, заканчивающие в мае полностью свой цикл развития. Это тип растений по Раункиеру называем терофитами. Однако и некоторые многолетники (как *Iris pumila* L., *Tulipa Schrenkii* Rgl., *Valeriana tuberosa* L.) после окончания вегетации сохраняют в течение остальной части года лишь частично вегетативные органы (клубни, луковицы, корневища и т. д.) под землей; у них отмирают лишь надземные органы и часть подземных (корни). Эти растения принадлежат к геофитам Раункиера. Большинство растений, принадлежащих к этому типу, в частности однолетники, имеют весьма короткую корневую систему, приспособленную к использованию влаги лишь в самых поверхностных горизонтах почвы (рис. 3). Глубина проникания корней этих растений достигает обычно 10—15 *см*, а иногда еще меньше. Зато корешки обычно сильно разветвляются. Такую классификацию корневых систем степных растений с разделением на три типа первый приводил Пачоский (11, 12). Итак, девственная растительность сухой степи на южных черноземах основную массу корней развивает в гумусовом горизонте, причем подземная масса обычно в несколько раз превышает надземную.

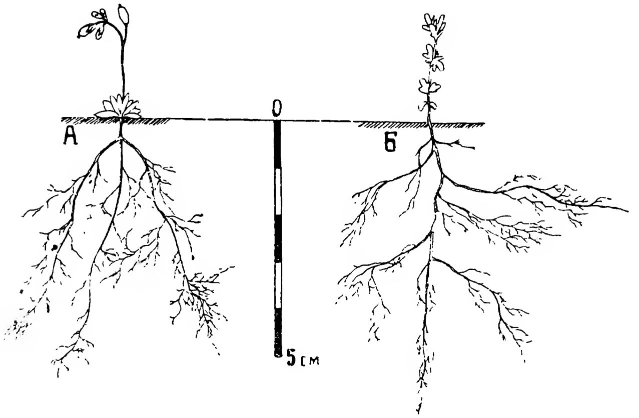


Рис. 3. Корневая система весенних эфемеров на южном черноземе. А—*Draba verna* L., Б—*Veronica verna* L.

Abb. 3. Das Wurzelsystem der Frühjahrsephemeriden in Tschernosem des Südens. A—*Draba verna* L., Б—*Veronica verna* L.

Что касается культурных растений, то немногочисленные наблюдения, произведенные этим же методом, показали, что и у них главная масса корней располагается в гумусовом горизонте. Корневая система однолетних культурных злаков отличается от таковой многолетней злаковой растительности первобытной степи, главным образом, тем, что масса корней поля со злаками в несколько раз меньше, чем в степи. Приведем несколько примеров.

На поле ржи, где исследование произведено было во время цветения хлебного злака, корни на площади в 1 $м^2$ распределяются по горизонтам следующим образом (табл. 3 и рис. 1, диагр. 3):

ТАБЛИЦА 3

Распределение корней на поле ржи в южном черноземе

TABELLE 3

Wurzelverteilung im Roggenfeld im Tschernosem des Südens

Горизонты Horizonte	Высота слоя в *см.* Schichtenhöhe in *cm*	Вес корней Wurzelgewicht				Поверхность в *м*². Oberfläche in *m*².	
		в горизонте im Horizont		в слое почвы в 10 *cm* толщ. in der Bodenschicht von 10 *cm.* Dicke			
		в *г* in gr.	в проц. от общего веса корней in Proz. von allgemeinem Wurzelgewicht	в *г* in gr.	в проц. к верхнему слою =100% in Proz. zur obersten Schicht.=100%	в горизонте или части его im Horizont oder seinem Teile	в слое почвы в 10 *см* толщины in der Bodenschicht von 10 *cm* Dicke
H(E) 0— 26 *см*	26	732,1	87,2	282,3	100,0	62,8	24,1
H(I) 26— 51 *см*	25	58,4	6,9	23,4	8,3	5,7	2,3
P 51— 63 *см*	12	20,8	2,5	17,4	6,2	1,5	1,2
63— 75 *см*	12	14,5	1,7	12,1	4,2	1,4	1,1
75— 87 *см*	12	11,6	1,4	9,6	3,4	0,9	0,8
87—100 *см*	13	2,4	0,3	1,8	0,6	0,8	0,6
	100	839,8				73,1	

Из этой таблицы видно, что общий вес корней растений (839,8 *г*) в объеме почти 1 *м*³ в 3—4 раза меньше, чем у растительности целинной степи в таком же объеме почвы (2250—3000 *г*). Так же меньше соответственно поверхность корневой системы (73 *м*² и соответственно 225 *м*²).

По данным Ротмистрова (16, 17) на Одесском опытном поле корневая система ржи достигала 130 *см* глубины при диаметре до 92 *см* во время молочной спелости.

Корневая система озимой пшеницы, как это видно из табл. 4 и на рис. 1 диагр. 4, распределяется по горизонтам чрезвычайно равномерно. Во всех частях гумусового горизонта на одинаковый объем почвы приходится почти одинаковое количество корней и корневой поверхности. В этом отношении корневая система пшеницы приближается, в известной степени, к корневой системе растительности целинной степи, где наблюдается довольно постепенное уменьшение массы и поверхности корней в различных частях гумусового горизонта (кроме самой верхней его части), в то время как у ржи, даже в нижней части гумусового горизонта находим относительно немного корней. Впрочем общая масса корней пшеницы на 1 *м*³ почвы (на площади в 1 *м*² до глубины в 1 *м*) еще меньше, чем у ржи и, значит, еще меньше, чем у растительности целинной степи. То же следует отметить и относительно поверхности корней.

ТАБЛИЦА 4

Распределение корней на поле оз. пшеницы в южном черноземе

TABELLE 4

Wurzelverteilung im Winterweizenfeld im Tschernosem des Südens

Горизонты Horizonte	Высота слоя в *см* Schichtenhöhe in *cm*	Вес корней Wurzelgewicht				Поверхность в *м*² Oberfläche in *m*²	
		в горизонте im Horizont		в слое почвы в 10 *см* толщиной in der Bodenschicht von 10 *cm* Dicke			
		в *г* in gr.	в проц. от общего веса корней in Proz. vom allgemeinen Wuizelgewicht	в *г* in gr.	в проц. к верхнему слою = 100% in Proz. zur obersten Schicht = 100%	в горизонте или в части его im Horizont oder seinem Teile	в слое почвы в 10 *см* толщины in der Bodenschicht von 10 *cm* Dicke
H(E) 0— 20 *см*	20	42,5	30,1	21,3	100,0	2,8	1,4
H(I) 20— 40 *см*	20	36,6	26,0	18,3	85,9	2,8	1,4
HP 40— 48 *см*	8	13,1	9,3	16,4	77,0	1,0	1,2
P 48— 73 *см*	25	30,6	21,7	12,2	57,3	3,2	1,2
73—100 *см*	27	18,2	12,9	6,8	31,8	1,7	0,5
Всего	100	141,0	100%			11,5	

По Ротмистрову корни озимой пшеницы идут вглубь на 116 *см* и в стороны на 125 *см*. Но из того, что у пшеницы значительно меньше корней, чем у ржи, причем эти корни не всегда идут так глубоко, вовсе не следует делать выводы, что в засушливых условиях юга пшеница менее пригодна, чем рожь, ибо водный режим растения зависит не только от абсолютных величин корней. Способность растения переносить дефицит влаги связана с целым комплексом причин (как осмотическое давление в корнях и надземных органах, приспособления к регулированию испарения, наконец, коэфициент транспирации и т. д.), и ее нельзя связать только с корневой системой, хотя роль последней и очень велика.

Корневая система других злаков имеет по Ротмистрову в южном черноземе приблизительно такие же самые или несколько меньшие размеры, а именно:[1]

	Глубина Tiefe	Ширина Breite		Глубина Tiefe	Ширина Breite
Ячмень 2-рядный	120 *см*	90 *см*	Могар	106	92
Ячмень 6 рядный	110 „	72 „	Сорго черное	110	80
Овес местный	110 „	94 „	Кукуруза	113	134
Просо	105 „	110 „	и т. д.		

---

[1] Всюду — в начале молочной зрелости.

Из двудольных растений несколько подробнее следует остановиться на люцерне. Как видно из таблицы 5 и рис. 1, диагр. 5, корни люцерны, по своему распределению по горизонтам, больше всего приближаются к корням дикой растительности. Здесь наблюдаем большое количество корней в верхней части гумусового горизонта; глубже масса их постепенно убывает.

ТАБЛИЦА 5

Распределение корней на поле люцерны в южном черноземе

TABELLE 5

Wurzelverteilung im Luzernefeld im Tschernosem des Südens

Горизонты Horizonte	Высота слоя в *см* Schichtenhöhe in *cm*	Вес корней Wurzelgewicht				Поверхность в *м*^{2} Oberfläche in *m*^{2}	
		в горизонте in Horizont		в слое почвы в 10 *см* толщиною in der Bodenschicht von 10 *cm* Dicke			
		в *г* in gr.	в проц. от общего веса корней in Proz. vom allgemeinen Wurzelgewicht	в *г* in gr.	в проц. к верхнему слою in Proz. zur obersten Schicht	в горизонте или части его im Horizont oder seinem Teile	в слое почвы мощностью в 10 *см* in der Bodenschicht von 10 *cm* Dicke
H E) 0— 15 *см*	15	692,2	68,6	460,5	100	53,8	35,9
H(i) 15— 37 „	22	181,3	18,0	82,4	17.9	9,6	4,4
HP 37— 50 „	13	47,3	4,7	36,4	7,9	2,5	1,9
PK { 50— 75 „	25	50,3	4,5	20,1	4,4	2,5	1,1
PK { 75—100 „	25	37,2	3,7	15,0	3,3	2,0	0,8
До 1 *м*	100	1008,3	100			70,4	
P { 125—150 *см*	25	21,1		8,4	1,8	1,3	0,5
P { 150—162 „	12	16,8		12.0	2,6	1,5	1,3
P { 175—200 „	25	12,4		4,8	1,0	1,0	0,4

Общая масса корней, в граммах, обычно значительно превосходит массу корней однолетних культурных злаков. Чрезвычайно интересно то, что у люцерны еще на заметной глубине (2 *м* и больше) находим большое количество корней (в слое почвы мощностью 10 *см* — около 4,8 *г*) и значительную поверхность, составляющую 0,4 *м*^{2} в таком же слое почвы.

Итак, корни люцерны и на этой глубине развиты значительно сильнее чем у большинства растений девственной степи (ср. табл. 1 и 2), и можно считать бесспорным, что люцерна действительно максимально использует глубокие почвенные горизонты.

Б. Обыкновенный чернозем.

Для обыкновенного или среднего чернозема характерны следующие признаки:

Содержание гумуса — около 6—8%.

Мощный темно-серый или черный (во влажном состоянии) гумусовый горизонт (70—100 *см*).

Отсутствие признаков уплотнения почвы.

Постепенность перехода одного горизонта в другой.

Глубокое залегание воднорастворимых солей и гипса (около 3—4 *м*).

Обыкновенный чернозем связан с более благоприятными условиями — и в частности с бо́льшим количеством атмосферных осадков, чем южный. В подзоне обыкновенного чернозема годовое количество осадков достигает уже 400—500 *мм*. Здесь мы обычно почти не наблюдаем явлений физиологической сухости, а лишь физическую сухость, да и то в значительно меньшей степени.

Первобытный покров этого чернозема состоит из растительности красочных типчаково-ковыльных степей, для которых характерно (по Лавренко, 7): пышное развитие дерновинных злаков *Festuca sulcata* Hack., *Koeleria gracilis* Pers., *Stipa capillata* L и ряда других видов *Stipa*; значительное количество других злаков, преимущественно широколистных корневищных, как *Poa pratensis* L., *Agropyrum glaucum* Roem. et Sch., виды *Bromus* и т. д., и наконец изобилие двудольных, как *Paeonia tenuifolia* L., *Adonis wolgensis* Rgl. и много других.

Итак, здесь лишь часть растений имеет ксероморфное строение (*Festuca*, *Stipae*). Растительный покров значительно гуще, чем на южном черноземе, и растения расположены плотнее одно возле другого.

На Украине в настоящее время сохранились лишь клочки девственной растительности этого типа. К сожалению у нас нет никаких данных о характере распределения корней растительности этого типа в почве, если не считать одной таблички с цифрами длины корней степных растений, приводимой Танфильевым (23). Но его цифры (составленные на основании раскопок Танфильева, Клюса и отчасти Костычева в период между 1893 и 1896 гг.) некоторых растений целинной степи Деркульского конского завода (Старобельщина) дают очень мало. Исследователи, большей частью, не докапывались до естественного окончания корней, а потому указывают не общую длину корней, а длину выкопанной части. Потому этих данных мы не можем использовать.

Современные исследования корневой системы целинной растительности на обыкновенном черноземе, произведенные в 1928 г. Б. Кожуховым, выполнены за пределами Украины, в степях ЦЧО (совхоза „Паника“, Борисоглебского окр.) путем раскопок.[1] Но все же данные его можно использовать и для Украины. Здесь, так же как это наблюдалось и в южных черноземах, большинство растений, в частности дерновинные злаки, образуют в приповерхностном слое почвы (на глубине от 0 до 6—7 *см*) плотный войлок из тонких корней, большей частью густо покрытых корневыми волосками. Но в то время как в южном черноземе этот войлок неравномерен — плотнее под самыми дерновинами и почти отсутствует в междерновинных промежутках — здесь[2] он более или менее равномерно распространен всюду и, таким образом, задерновывает весь указанный слой почвы. Это связано с более густым размещением растений и их пышным развитием.

---

[1] Мощность гумусового горизонта — 75 *см*. Вскипание с 343 *см*.

[2] Насколько это можно понять из краткого очерка Кожухова.

Что касается отдельных растений, то, по наблюдениям Кожухова, корневая система типчака (*Festuca sulcata* Hack.) и тырсы (*Stipa capillata* L.) имеет такой же общий вид, как и в южном черноземе. Глубина проникания корней: у тырсы — значительно более 100 *см*, при общем диаметре корневой системы около 60 *см*, у типчака — около 80 *см*. Корни пырея (*Agropyrum repens* P. B.) достигают 90 *см* глубины, но основная масса корневищ его лежит на глубине 5 *см*.

В обыкновенном черноземе, переходном к южному, корневая система была исследована тем же Кожуховым в б. Урюпинском окр., по среднему течению р. Хопра (вблизи хут. „Новый Кардаил“ б. Донской обл.). Мощность гумусового горизонта — около 55 *см*. Линия вскипания — 36 *см*. Корневая система растений отличается здесь от описанной выше следующими признаками.

Плотно переплетенные тоненькие корешки образуют в приповерхностной части гумусового горизонта слой лишь до 4 *см* толщины. Глубина проникания и общий характер развития корней дерновинных злаков меньшие, в частности у типчака (*Festuca sulcata* Hack). Появляются многочисленные двудольные с мощным стержневым корнем, идущим на значительную глубину — свыше 120 *см* (напр. *Astragalus dolychophyllos* Pall., *Taraxacum serotinum* Sandl.). У пырея (*Agropyrum repens* P. B.) корневища залегают здесь глубже (до 9 *см*), а корни идут лишь до 50—55 *см*. То же отмечено и у ряда других растений.

Таким образом с переходом от типичного обыкновенного чернозема к переходному южному наблюдаем, что одновременно с сокращением мощности гумусового горизонта (от 75 *см* и глубже до 55—60 *см*) сокращается и корневая система некоторых растений, очевидно, связанная с гумусовым горизонтом (напр. *Agropyrum repens* P. B. и др.), и в то же время увеличивается глубина залегания корневищ.[1]

Культурная растительность на обыкновенном черноземе исследовалась на Украине в Козельщанском (Бригадировском) районе Харьковской обл. (недалеко от г. Кременчуга) в 1932 г.[2] На поле озимой пшеницы (Краснокутка № 69), на пробной площадке в 1 *м*^{2} корни распределялись по горизонтам следующим образом (табл. 6 и рис. 1, диагр. 6).

Из приведенной таблицы видно, что основная масса корней лежит в гумусовом горизонте (99,4% всей массы). При этом в верхней части этого горизонта, в слое от 0 до 25 *см*, находим 72% корней. Начиная от поверхности в пределах гумусового горизонта происходит быстрое, но в то же время постепенное уменьшение количества корней. Так, в переводе на одинаковый объем почвы (слой мощностью 10 *см*) находим по мере углубления: 82,7 *г* (в части от 0 до 25 *см*); 24,7 *г* (от 25 до 50 *см*) и, наконец, 10,8 *г* (в части от 50 до 65 *см*). Сразу же по окончании этого горизонта количество корней резко уменьшается, и в верхней части материнской породы (правильнее — переходного горизонта HB) на глубине 65—90 *см* найдено лишь 0,6 *г* корней (пересчет также на такой же объем почвы).

---

[1] Нельзя ли связать это явление, а также и то, что в подзоне южного чернозема и в частности в ее южной части обыкновенный пырей (*Agropyrum repens* P. B.) уступает место на полях синцу или острецу (*Agropyrum ramosum* Richt.), корневища которого лежат уже на глубине 15—20 *см*,—с ухудшением климатических условий, в частности с пересыханием почвы?

[2] Работа произведена А. Окснером и И. Сребродольским под руководством автора.

ТАБЛИЦА 6

Распределение корней на поле озимой пшеницы в обыкновенном черноземе

TABELLE 6

Wurzelverteilung im Winterweizenfeld im gewöhnlichen Tschernosem

Горизонты Horizonte		Высота слоя в *см* Schichtenhöhe in *cm*	Вес корней Wurzelgewicht				Поверхность в *м*² Oberfläche in *m*²	
			в горизонте или части его im Horizont oder seinem Teile		в слое почвы в 10 *см* мощностью in der Bodenschicht von 10 *cm* Dicke		в горизонте или части его im Horizont oder seinem Teile.	в слое почвы в 10 *см* мощностью in der Bodenschicht von 10 *cm* Dicke
			в *г* in gr.	в проц. от общего веса корней in Proz. vom allgemeinen Wurzelgewicht	в *г* in gr.	в проц. к верхнему слою in proz. zur obersten Schicht		
H 0—65 *см*	0—25	25	206,8	72,2	82,7	100,0	18,6	74,1
	25—50	25	61,7	21,6	24,7	29,0	5,1	20,4
	50—65	15	16,2	5,6	10,8	13,1	1,2	4,9
HP 65—100 *см.* и глубже	65—90	25	1,4	0,5	0,6	0,1	0,1	0,5
	90—100	10	0,2	0,1	0,2	0,02	0,1	0,1
	Всего	100	286,3	100			24,1 *м*²	100

Распределение поверхности корневой системы по почвенным горизонтам в общих чертах совпадает с распределением массы корней, а потому мы на нем особо не останавливаемся.

Таким образом здесь на 1 *см*^{3} почвы приходится в среднем около 0, 29 *мг* корней и около 6 *мм*^{2} корневой поверхности. Однако, в связи с неравномерным распределением корней в почвенной толще, на 1 *см*^{3} верхнего слоя гумусового горизонта (0—25 *см*) приходится 0,83 *мг* корней и 7,4 *см*^{2} поверхности, а в более глубоких слоях — лишь сотые и тысячные доли миллиграмма и квадратного миллиметра.

Другие исследованные злаки (рожь, ячмень, яровая пшеница) отличаются по своей корневой системе от описанной озимой пшеницы и один от другого преимущественно абсолютными цифрами веса и поверхности корней. Характер же распределения корней по горизонтам обыкновенного чернозема в общих чертах такой же самый, а потому мы не останавливаемся на более подробном описании этих культур.

Корневая система люцерны (*Medicago sativa* L.) в обыкновенном черноземе распределяется, как это видно из табл. 7 и рис. 1, диагр. 7, так же как и у злаков. Основная принципиальная разница заключается лишь в том, что у люцерны в верхней части гумусового горизонта (0—25 *см*) расположено относительно меньше корней, но зато в нижних частях гумусового горизонта количество корней относительно больше (ср., напр., слой 50—65 *см* в табл. 6 и 7). Даже в материнской породе в слоях от 65 до 90 *см* и от 90 до 100 *см* обнаружена еще значительная масса корней (соответственно 6% и 1,6% общей массы), в то время как у злаков в соответствующих горизонтах подпочвы большей частью можно констатировать лишь 0,5—2% в слое от 65—90 *см* и 0,05—0,5% в слое почвы от 90 до 100 *см*. Таким образом корни люцерны распределяются в почве и подпочве равномернее чем злаков и при этом, что весьма существенно, значительно полнее используют глубокие горизонты.

ТАБЛИЦА 7

Распределение корней на поле люцерны в обыкновенном черноземе

TABELLE 7

Wurzelverteilung auf dem Luzernefeld im gewöhnlichen Tschernosem

Горизонты Horizonte		Высота слоя в *см* Schichtenhöhe in *cm*	Вес корней Wurzelgewicht			
			в горизонте или части его im Horizont oder seinem Teile		в слое почвы мощностью в 10 *см* in der Bodenschicht von 10 *cm* Dicke	
			в *г* in gr.	в проц. от общего веса корней In Proz. vom allgemeinen Wurzelgewicht	в *г* in gr.	в проц. к верхнему слою, принятому за 100 in Proz. zur obersten Schicht angenommen als 100
H 0 — 65 *см*	0 — 25	52	204,3	63,7	81,7	100%
	25 — 50	25	54,5	17,0	21,8	26,7
	50 — 65	15	37,7	11,8	25,2	30,8
HP 65 — 100 *см*	65 — 90	25	19,1	6,0	7,6	9,3
	90 — 100	10	5,0	1,6	5,0	6,1
Всего		100	320,6 *г*	100%		

Сравнение распределения корневой системы растений в обыкновенном и в южном черноземе показывает, что:

а) в обыкновенном черноземе, где гумусовый горизонт мощнее и постепеннее переходит в материнскую породу, основная масса корневой системы сосредоточена во всем этом горизонте до глубины 65 *см*, причем в пределах его идет довольно постепенное уменьшение массы корней, и лишь после 65 *см*, по окончании его, часто наблюдается более резкое падение количества корней;

в) в южном черноземе, где гумусовый горизонт менее мощный, переход к материнской породе часто яснее и где в гумусовом горизонте появляются признаки солонцеватости (некоторое уплотнение), главная масса корней связана с верхней частью гумусового горизонта и не заходит глубже 50 *см*, т. е. глубже нижней части этого горизонта, на нижней границе которого обычно можно констатировать резкое уменьшение массы корней.

Очень ясно эти предварительные выводы видны из сравнения распределения массы корней люцерны, пересчитанной на одинаковый объем почвы (слой мощностью 10 *см*) в каждом отдельном горизонте (см. также табл. 5 и 7) в проц. к массе корней такого же объема почвы гумусового горизонта, принятой за 100%.

	Горизонт, глубина в *см* Horizont, Tiefe in *cm*	H			HP	
		см 0—25	25—50	50—65	65—90	90—100
Средний чернозем Mittlerer Tschernosem.	Масса корней в проц. Wurzelmasse in Proz.	100%	26,7%	30,8%	9,3%	6,1%

	Горизонт, глубина в *см* Horizont, Tiefe in *cm*	H(E)	H(I)	HP	PK	
		0—15	15—37	37—50	50—75	75—100
Южный чернозем Tschernosem des Südens.	Масса корней в проц. Wurzelmasse in Proz.	100%	17,9%	7,9%	4,4%	3,3%

В. Мощный чернозем

Мощные черноземы характеризуются (по Махову, 9):

мощным гумусовым горизонтом,

пониженным по сравнению с обыкновенным черноземом содержанием гумуса (4—6%),

постепенностью перехода от гумусового горизонта к материнской породе,

часто-выщелоченностью,

более легким механическим составом.

Этот подтип черноземов расположен в условиях умеренного, но достаточного увлажнения в лесостепной подзоне Украины и Европейской части СССР. Количество атмосферных осадков обычно здесь 500—550 *мм* в год.

В районе распространения мощного чернозема основной тип первоначальной растительности — красочные, широколистно-злаковые степи (по Лавренко) или по Алехину — луговые (правильнее—луговидные, *М. Ш.*) степи. Основной фон образуют широколиственные злаки (*Avena pubescens*, *Agrostis tenuifolia*), типчак (*Festuca sulcata*), некоторые виды ковыля (*Stipa stenophylla*, *S. Joannis*), многочисленные двудольные, обильно разбросанные в степи и придающие ей действительно красочный вид. Из последних преобладают: *Galium verum*, *Trifolium montanum*, *Filipendula hexapetala* и др.

Характер размещения растений здесь уже иной, чем мы наблюдали в более южных степях. Растительность довольно равномерно покрывает поверхность земли, вследствие чего, а также благодаря наличию, кроме дерновинных злаков, ряда других многолетников, на степях этого типа нет или почти нет междерновинных промежутков, покрытых весною эфемерами и почти лишенных растительности в течение остальной части года.

Исследований корневой системы растений в почвах этого типа на Украине не производилось нигде, и можно использовать лишь весьма ограниченные сведения Б. Кожухова из его уже цитированной работы. Наблюдения Кожухова, произведенные над девственной растительностью в ЦЧО на так называемой Лотаревской степи, показали, что и тут в приповерхностном слое почвенного горизонта (мощностью до 4 *см*) кроме массы обычных корней, идущих вглубь, расположены многочисленные мелкие, часто разветвленные корешки, покрытые корневыми волосками и довольно плотно переплетающиеся между собой, образуя густую сеть около 4 *см* толщиною.

Корневая система большинства растений этой степи в своем распространении тесно связана с гумусовым горизонтом и не идет далее вглубь. Так, у ковыля (*Stipa stenophylla*) глубина проникания корней до 90—95 *см*, а главная масса корней доходит лишь до 50 *см*. У *Bromus erectus*, *Agrostis tenuifolia*, *Filipendula hexapetala*, *Achillea setacea* и других корни достигают 70 *см*. Лишь у некоторых растений, как *Thymus Marschallianus*, *Galium verum* и некоторых других, корни идут значительно глубже в материнскую породу (глубже 120 *см*).

Этими данными ограничиваются все наши сведения о распространении корней диких растений в мощных черноземах. Материала по культурной растительности в нашем распоряжении нет.

Деградированные черноземы и лесные почвы лесостепи.

О распространении корней в этих почвенных разностях на Украине у нас также нет никаких сведений, кроме довольно старых исследований Ю. Соколовского (20, 21, 22), произведенных еще в 1897—1898 г. на опытном поле Полтавского о-ва сельского хозяйства.

Почва поля — серая лесная или, как ее называет Ю. Соколовский по Докучаеву, лесной суглинок. Чрезвычайная схематичность и неясность описания почвы не дают возможности с полной точностью определить разность этой почвы. Можно лишь думать, что это темно-серая лесная почва. Здесь отмечены следующие горизонты:

0—18 *см* — пахотный слой,
18—62 *см* — ореховатый горизонт,
62 *см* и глубже — плотная подпочва, желтовато-бурый лёссовидный суглинок.[1]

По материалам Ю. Соколовского глубина проникания корней главнейших культурных растений в этом типе почвы от 78 до 124 *см*, т. е. корневая система, во всяком случае, выходит за границы ореховатого горизонта и проникает в еще „молодой“ здесь иллювиальный горизонт. Приводим цифры:

лен	— 78	*см*
рожь	— 104	„
овес	— 120—124	„
яровая пшеница	— 78— 95	„
озимая „	— 107	„

---

[1] В этой части описание, конечно, неправильно, так как к подпочве безусловно отнесен и иллювиальный горизонт.

Что касается распределения массы корней по почвенным горизонтам, то и здесь значительное большинство корней лежит в верхней части гумусового горизонта, а именно:

Название горизонта[1] Horizontbenennung	Глубина в *см* Tiefe in *cm*	Вес корней в данном слое в проц. к общей массе Wurzelgewicht der gegebenen Schicht in Proz. zur allgemeiner Masse	
		овес Hafer	яр. пшеница Sommerweizen
НЕ — гумусовый	0—20	57%	61%
IH — верхняя часть ореховатого иллювиального.	20—40	20%	28%
I_2 — нижняя часть ореховатого иллювиального.	40—60	9%	6%
IP — переходный к подпочве.	60—80	6%	3%
	80—100	5%	2%
P — материнская порода—лёссовидный суглинок (лёсс?).	100—120	3%	—
Всего	120	100%	100%

Несмотря на то, что эти цифры требуют весьма осторожного отношения вследствие весьма несовершенной методики исследования, они все же в общих чертах довольно ясно показывают на большое значение гумусового горизонта, и в частности его верхней части, в распространении корней и, значит, в процессе питания растения. Особого внимания заслуживает то, что тип распределения корней по горизонтам в основных чертах совпадает с тем, что мы видели в обыкновенных черноземах (ср. табл. 6), т. е. в обоих случаях наблюдается не слишком резкое, но постепенное уменьшение массы корней в пределах гумусового горизонта при переходе от верхних его слоев к нижним. В то же время, как увидим далее, в типах почв с резко диференцированными горизонтами (солонцы, подзолистые почвы) корни распределяются не так правильно, и уменьшение количества их по направлению книзу далеко не столь равномерно. Таким образом, вследствие еще малой диференциации горизонтов и не слишком резко выявленной разницы в их физических и химических свойствах, в лесных почвах, в частности в темно-серых, наиболее приближающихся к обычному чернозему, распределение корней почти такое же как и в последнем.

Подзолистые почвы

Подзолистые почвы вообще развиваются на самых разнообразных материнских породах с разнообразнейшим механическим составом, начиная от тяжелых моренных глин и глинистых и суглинистых лёссов и кончая эоловыми и флювио-гляциальными песками. Эти почвы располагаются на самых разнообразнейших элементах рельефа, преимущественно на плакорных повышенных участках, холмах и склонах.[1]

---

[1] В оригинале приведена лишь разбивка почвенного разреза на слои мощностью по 20 *см*. Мы, на основании схематических указаний о типе этой почвы и ее горизонтах (см. выше), а также общих сведений о почвах данного типа, сделали попытку, хотя бы ориентировочно, разбить почвенный разрез на генетические горизонты и увязать с ними указанные слои по 20 *см*.

Все эти почвы обладают комплексным признаком, объединяющим их в один тип, а именно:

Наличие светло-окрашенного маломощного (10—20 *см*) гумусового горизонта с невысоким содержанием гумуса (0,5 — 3,0%).

Элювиальный (подзолистый) белесый или желтоватый с белесыми пятнами (в слабо оподзоленных почвах) горизонт.

Иллювиальный темно-окрашенный уплотненный горизонт накопления полутораокисей железа и алюминия (Fe_2O_3, Al_2O_3) и т. д.

В зависимости от механического состава, условий увлажнения и т. д. мощность отдельных горизонтов, степень оподзоленности и т. д. сильно вариирует, а потому среди подзолистых почв находим целый ряд разностей, значительно отличающихся одна от другой. Ограниченность материалом и местом не дает возможности охватить все разности этого почвенного типа, и мы принуждены остановиться лишь на некоторых.

Лесная растительность

Первоначальная растительность почв подзолистого типа — древесная. Здесь преобладают следующие группы типов лесов: боры, суборы, сугрудки и груды.

Корневая система лесной растительности в последние годы изучалась П. Погребняком (15) и В. Шмидтом (28) в правобережном украинском Полесьи и Н. Качинским (5) уже вне пределов Украины. Приводим некоторые данные из результатов этих исследований.

Сухой бор на „боровом песке", т. е. скрыто-подзолистой почве (Дивлинская лесная дача Белокоровичского лесничества бывш. Коростеньского окр.). Растительный покров составляют: в древесном ярусе чистое 80-летнее сосновое насаждение с полнотой 0,4—0,6; редкий травяной ярус из *Festuca ovina* L., *Hieracium pilosella* L., *Thymus* sp. и др. Почва — дерновая (боровой песок). На площади в 1 $м^2$ распределение корней по горизонтам следующее, см. табл. 8, составленную на основании данных Погребняка[2], и рис. 1, диагр. 8 на стр. 360.

Из приведенной таблицы видно, что корневая система растительности сухого бора, в основном, связана с гумусовым горизонтом, в котором до глубины 15 *см* лежит около 68% объема всех корней и около 50% их поверхности. Глубже наблюдается постепенное уменьшение количества корней и их поверхности в пределах весьма неясно выраженного здесь как и всегда в так называемых боровых песках, принадлежащих к скрыто-подзолистым почвам, элювиального горизонта (от 15 до 60 *см*), и резкое уменьшение этих величин до 10 долей

---

[1] К настоящим подзолистым почвам мы не относим подзоловидные почвы степных подов (солоди).

[2] Свои исследования П. Погребняк производил всюду на площадках в 50 × 50 *см*, т. е. 0,25 $м^2$. Пересчет на площадь 1 $м^2$ сделан мною. Веса корней этот исследователь не определял, а ограничивался определением объема корней и на основании объема поверхности. Для того чтобы иметь возможность хотя бы ориентировочно сравнить данные Погребняка с другими, следует иметь в виду, что объем 1 *г* воздушно-сухих корней составляет приблизительно 2—3 $см^3$.

Формула для вычисления поверхности корневой системы использована Погребняком неправильно, все приведенные им цифры поверхности следует увеличить вдвое, что в наших таблицах всюду и сделано. Эта ошибка по сути не имеет большого значения (т. к. соотношение между поверхностью корней в отдельных горизонтах остается прежним) и потому не обесценивает ценной работы Погребняка.

ТАБЛИЦА 8

Распределение корней в сухом бору на скрыто-подзолистой почве

TABELLE 8.

Wurzelverteilung im trocknen Kiefernwald im verborgenen Podsolboden

Горизонт Horizont	Мощность в *см* Mächtkeit in *cm*	Объем корней в *см*³ Wurzelumfang in *cm*³				Поверхн. в *м*² Oberfläche in *m*²	
		в горизонте im Horizont		в слое почвы в 10 *см* in der Bodenschicht von 10 *cm*			
		в *см*³ in *cm*³	в проц. от общего объема корней in Proz. von allgemeinem Wurzelumfang	в см³ in cm³	в проц. к объему корней в гумусовом горизонте in Proz. zum Wurzelumfang des Humushorizonts	в горизонте или части его Im Horizont oder seinem Teile	в слое почвы в 10 *см* мощностью In der Bodenschicht von 10 *cm* Dicke
H — 0 — 15 *см* серый песчаный . . .	5 10	16 1538 } 1554	0,7 67,6 } 68,3	32 1538	3,1 148,6	0,04 1,66 } 1,7	0,08 1,66
PE_1—15—35 палево-желтый песчаный	20	383	17,0	191	18,4	1,22	0,61
PE_2—35—60 *см.* Желтый с вертикальными полосами от корней . . .	25	298	13,1	120	11,6	0,38	0,15
PI—60—80 *см.* Желтовато-белый, крупно-зерн. песок.	20	16	0,7	8	0,8	0,04	0,02
PGl — 80—100 *см.* Белесый крупнозернистый (оглеение верховодкой).	20	21	0,9	10	1,0	0,09	0,04
Всего	100	2272	100			3,42 *м*²	

процента после перехода в также неясный, но уже намеченный иллювиальный горизонт PI (60—80 *см*) и далее — в крупно-зернистый белесый кварцевый песок оглеенного горизонта (после 80 *см*). Чрезвычайно интересно распределение корней в гумусовом горизонте. Здесь в верхней его части (0,5 *см*), наиболее высушенной вследствие испарения,[1] лежит лишь незначительная часть корней (всего 0,7$^0/_0$ общей их массы). Максимальное распространение корней связано с нижней частью гумусового горизонта (5—15 *см*), где находим до 67,5$^0/_0$ всей их массы.

Корневая система растительности влажного субора на слабо оподзоленном песке, переходном к средне-оподзоленному,[2] была исследована в Дитятковской лесной даче (Коростеньский окр.). Древесный ярус состоял из сосны, дуба и березы. Полнота насаждения — 0,7 (С^4, Б^4, Д^2). Вследствие того, что почвенные горизонты здесь, по сравнению с боровым песком (скрыто-подзолистой почвой), диференцированы значительно больше, в распределении корней можно констатировать уже иные закономерности.

---

[1] Одним из факторов (возможно, второстепенным), может быть, является и систематическое нарушение приповерхностного слоя копытами животных.

[2] П. Погребняк определил эту почву просто как подзолистую, но его описание разреза дает основание отнести ее к слабо-оподзоленным, близким к средне-оподзоленным.

ТАБЛИЦА 9

Распределение корней во влажном суборе на слабо-оподзоленном песке

TABELLE 9

Wurzelverteilung im feuchten Kiefernwald mit Laubholz Beimischung in schwachpodsoliertem Sand

Горизонты Horizont	Высота в *см* Höhe in *cm*	Объем корней Wurzelumfang				Поверхность в *м*^{2} Oberfläche in *m*^{2}	
		в горизонте im Horizont		в слое почвы в 10 *см* in der Bodenschicht von 10 *cm*		в горизонте im Horizont	в слое почвы мощностью в 10 *см* in der Bodenschicht von 10 *cm* Dicke
		в *см*^{3} in *cm*^{3}	в проц. от общего объема корней in Proz. zum allgemeinen Wurzelumfang	в *см*^{3} in *cm*^{3}	в проц. к гумусовому горизонту, принятому за 100 *см*. in Proz. zum Humushorizont=100 cm		
H 0—7 *см*. Серый песчаный, дерновый горизонт	7	3505	40, 6	5007	100%	4,89	6,99
E 7—21 *см*. Белесый подзолистый ...	14	290	3, 4	207	2, 1	0, 52	0, 37
I 21—36 *см*. Палево-бурый иллювиальный. .	15	1587	18, 5	1058	21, 1	1, 53	1, 00
Gl 36—46 *см*. Сизовато-белый горизонт временного оглеения . .	10	570	6, 6	570	11, 4	0, 40	0, 40
P Тяжелый желтобурый валунный суглинок:							
47—56 *см*	10	1463	16, 9	1463	29, 3	1, 81	1, 81
56—76 *см*	20	967	11,2	483	9, 3	0, 95	0, 47
76—100 *см*	24	246	2, 8	100	2, 0	0, 25	0, 10
Всего	100	8628	100			10, 35	

Из табл. 9 и рис. 1, диагр. 9, видно, что максимум корней и здесь лежит в гумусовом горизонте (40%). Но в бесплодном элювиальном горизонте (Е = 7 — 21 *см*), с его неблагоприятными химическими и физическими свойствами (накопление SiO_2, незначительное количество питательных веществ и коллоидальных частиц и т. д.) количество корней быстро уменьшается до 3,6% от общей массы. Второй максимум корней наблюдается в иллювиальном горизонте, где скопляются как коллоидальные частицы, так и минеральные питательные вещества. Наконец третий максимум расположен в верхнем слое материнской породы; после него количество корней и их поверхность довольно быстро, но постепенно падает с дальнейшим углублением. Таким образом из этого примера ясно видна зависимость распределения корней по отдельным горизонтам от свойств этих горизонтов. Это явление наиболее ясно в таких почвенных разностях, где отдельные горизонты резко отличаются один от другого и переход ясный. Поэтому это явление было менее заметно в черноземных почвах, где гумусовый горизонт весьма постепенно и почти незаметно переходит в материнскую породу и где элювиально-иллювиальные процессы настолько незначительны, что почти не отразились на почвенном профиле.

Впрочем следует отметить, что выводы о типе распределения корней лесной растительности на слабо оподзоленной почве с такими весьма резкими максимумами и минимумами в отдельных горизонтах построены на весьма незначительном количественно материале. П. Погребняком заложена была лишь одна яма в этой разности, и взята лишь одна серия образцов (монолитов) для исследования корней, даже без контрольной серии. В то же время эти выводы не совпадают с данными других исследователей о количественном распределении корней в подзолистых почвах (см. ниже об исследованиях Н. Качинского, А. Калмыковой и др.). Поэтому мы используем их с оговоркой о необходимости дальнейшего исследования и проверки.

Корневая система лесной растительности на сильно оподзоленной почве была исследована Качинским (5) уже за пределами Украины, на Московской областной сельско-хозяйственной опытной станции. Но, вследствие отсутствия других материалов, полученных непосредственно на территории Украины, мы принуждены использовать данные Качинского. Древесный ярус исследованного леса (влажный груд в возрасте около 20 лет) состоит из березы, дуба, осины, клена, крушины и ели. Подлесок средней густоты образован орешником, крушиной, можжевельником и др. Травяной покров — из *Carex pilosa, Aegopodium podagraria, Asarum europaeum* и др.

Из таблицы 10, составленной мною на основании цифр Качинского с рядом изменений, видно, что корневая система лежит здесь преимущественно в верхнем гумусовом горизонте (свыше 65% всей массы корней). В элювиальном горизонте (12—27 *см*) количество корней хотя и уменьшается, но сравнительно весьма постепенно, и составляет до 30% всей массы. Но при переходе к иллювиальному горизонту (27 *см*) наблюдается резкое и значительное падение массы корней до 1,7%, а далее снова постепенное уменьшение их количества, до совершенно ничтожной величины (рис. 1, диагр. 10 на стр. 360).

Таким образом корневая система леса широко развивается и в элювиальном горизонте и очень слабо в иллювиальном, что противоречит данным Погребняка. Правда, следует иметь в виду, что механический состав почвы в этих двух случаях весьма различен, а, значит, различна и степень уплотненности иллювиального горизонта (по Качинскому при копании ям приходится пользоваться ломом, в то время как у Погребняка — песок), что, безусловно, налагает свой отпечаток на форму корней и их распределение.

Бросается в глаза, что максимальное количество мелких корней диаметром менее 0,5 *мм*, условно принятых за деятельные, расположено в гумусовом горизонте, где они составляют почти половину общей массы корней, приходящейся на этот горизонт. В элювиальном горизонте удельный вес мелких корней падает менее чем до 4%, что связано, безусловно, с отрицательными свойствами этого горизонта. Глубже, в иллювиальном горизонте значение мелких корней снова резко увеличивается, что можно связать с изменением физических

ТАБЛИЦА 10

Распространение корней во влажном груде на сильно оподзоленном суглинке

TABELLE 10

Wurzelverteilung im feuchten Laubholzwald in stark podsoliertem Lehmsand

Горизонты Horizonte	Высота в см Höhe in cm	В горизонте или части его Im Horizont oder seinem Teile		В слое почвы мощностью в 10 *см* In der Bodenschicht von 10 cm Dicke		Из них активных (мелких) в процентах Unter ihnen aktive (geringfügige) in Proz.
		в *г* in gr.	в проц. от общего веса In Proz. zum allgemeinen Gewicht	в *г.* in gr.	в проц. к весу верхнего слоя in Proz. zum Gewicht der obersten Schicht	
H 0—12 *см.* Структура непрочная. Гумуса 3—4%.	12	464,4	65,6	387,0	100,0	46,3
E 12—27 *см.* Выщелоченный листоватый, пористый.	**15**	213,6	30,2	142,4	36,8	3,8
I_1 27—47 *см.* Сильно уплотненный ореховатый с трещинами. . .	20	11,8	1,7	5,9	1,5	32,2
I_2 47—77 *см.* Горизонт максимального уплотнения.	10	10,8	1,5	3,6	1,0	31,5
I_3 77—100 *см.* По своим признакам близок к предыдущему.	23	7,2	1,0	3,1	0,8	25,5
Итого до 1 *м*	100	707,8	100			27,2
I_4 107—147 *см*	40	7,8		1,9	0,5	38,5

и физико-химических свойств. Таким образом корневая система лесной растительности в данном случае использует для питания, главным образом, гумусовый горизонт и в значительно меньшей степени — иллювиальный. Слабее всего используется элювиальный горизонт. На это же указывает и распределение мелких корней — деятельных, при помощи которых происходит питание растений; на это же указывают и абсолютные цифры: в элювиальном горизонте вес мелких корней — 8,0 *г*, а в иллювиальном—12,6 *г*.

Раскапывание корневой системы отдельных деревьев лишь подтвердили приведенные данные. Почти у всех исследованных деревьев корни сразу же разветвляются и идут горизонтально или же под незначительным углом вниз, максимально избегая оподзоленного элювиального и уплотненного иллювиального горизонта. Наиболее ясно это проявляется у ели, осины, березы, липы и некоторых других пород. У дуба и клена корни иногда также сразу же расходятся и разветвляются горизонтально, а иногда проникают в элювиальный и в иллювиальный горизонты, но в таком случае сильно изгибаются, быстро утончаются и заканчиваются. У сосны в исследованной почве корневая система и имеет такой вид.

В мокрых типах лесов (в мокрых борах, суборах и грудах) распространены глее-подзолистые почвы, характеризующиеся:

незначительной мощностью гумусового горизонта;

хорошо развитым элювиальным горизонтом уже с признаками временного оглеения в нижней части;

оглеенным иллювиальным горизонтом, постепенно переходящим в оглеенную уже материнскую породу;

высоким уровнем грунтовой воды (обычно свыше 75%).

Распределение корневой системы здесь тесно связано со свойствами этих горизонтов. Приводим пример (по Погребняку). В мокром груде (Кишеньская дача, Белокоровичского лесничества, бывш. Коростеньского окр.), где древесный ярус образуют: ольха, граб, ясень и, редко, дуб, подлесок — бересклет и орешник, травяной покров — кисличка (*Oxalis acetosella*) и др., объем корней и их поверхность распределяются по почвенным горизонтам так (табл. 11):

ТАБЛИЦА 11

Распределение корней (по объему и поверхности) в мокром груде на глее-оподзоленной почве

TABELLE 11

Wurzelverteilung (nach Umfang und Oberfläche) im feuchten Laubholzwald in gleiig-podsoliertem Boden

Горизонты Horizonte	Высота в *см* Höhe in cm	Объем корней Wurzelumfang				Поверхность в $м^2$ Oberfläche in m^2	
		в горизонте im Horizont		в слое в 10 *см* in der Schicht von 10 *см*			
		в $см^3$ in cm^3	в проц. от общего веса корней in Proz. zum allgemeinen Wurzelgewicht	в $см^3$ in cm^3	в проц. к гумусов. горизонту, принятому за 100% in Proz. zum Humushorizont = 100%	в горизонте (в $м^2$) im Horizont (in m^2)	в слое почвы мощностью в 10 *см* в $м^2$ in der Bodenschicht von 10 *cm* Dicke in m^2
H 0—13 *см*. Светло-серый крупно-зернистый	13	6396	67,3	4920	100	50,6	38,9
E 13—48 *см*. Белесый тяжелый супесок с многочисленными бобовинами	35	3112	32,7	888	18,0	2,5	0,7
IGl 48—100 *см*. Сизо-серый мелко-песчаный, с редкими пятнами, внизу с флювиогляциальной слоистостью. Вода — с 95 *см*	52	0	0	0	0	0	0
Всего	100	23.7	100			53,1	

Из этой таблицы видно, что в глее-подзолистой почве большинство корней сосредоточено в гумусовом горизонте (67% массы). Значительно меньшее количество их находим в элювиальном горизонте (около 33%). Наконец, в оглеенном иллювиальном горизонте, мокром и уплотненном, корней вовсе нет (рис. 4, диагр. 11). Безусловно, здесь играет роль, прежде всего, высокий уровень грунтовых вод, так как горизонт IGl — оглеен до самого верха и, значит, вода поднимается не меньше чем на 48 *см* от поверхности, а может быть и выше, создавая в почве анаэробные условия. Таким образом корневая система здесь вся лежит в слое почвы мощностью в 48 *см*.

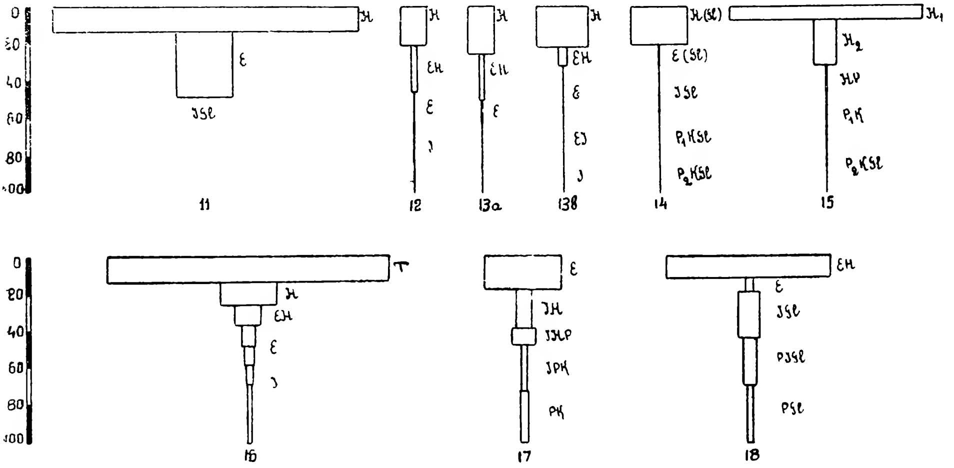


Рис. 4. 11. Мокрый груд на глее-оподзоленной почве (по Погребняку). 12. Поле овса на средне-оподзоленном супеске. 13 а. Поле клевера на слабо-оподзоленном супеске с глубокими грунтовыми водами. 13 b. Поле клевера на дерново-слабо-оподзоленном супеске с высоким уровнем грунтовых вод. 14. Влажный луг на дерново-средне-оподзоленной средне-оглеенной почве. 15. Влажный луг на луговой карбонатной почве. 16. Влажный луг на торфяно-болотной почве. 17. Ассоц. *Kochia prostrata* Schrad. на столбчатом солонце. 18. Ассоц. *Alopecurus pratensis* L.+ *Agropyrum repens* P. B. var. *pseudocaesium* Pacz. на солоди пода.

Abb. 4. 11. Nasser Laubholzwald auf Gleypodsol (nach Pogrebniak). 12. Haferfeld auf mässigpodsoliertem Lehmsand. 13 a. Kleefeld auf schwach podsoliertem Lehmsand mit tiefem Grundwasserstand. 13 b. Kleefeld auf rasigem schwach podsoliertem Lehmsand mit hohem Grundwasserstand. 14. Feuchte Wiese auf mässigpodsoliertem mittelvergleitem Rasenboden. 15. Feuchte Wiese auf Wiesen-Karbonatboden. 16. Feuchte Wiese auf Torfmoorboden. 17. Assoz. *Kochia prostrata* Schrad. auf Säulensolonetz. 18. Assoz. *Alopecurus pratensis* L. + *Agropyrum repens* P. B. var. *pseudocaesium* Pacz. auf den „Soloti".

Интересно, что распределение корневой поверхности по горизонтам здесь не совпадает с распределением массы корней. Так, в гумусовом горизонте, где из общей массы корней, лежащих здесь, около 58% составляют мелкие „деятельные" корни, корневая поверхность составляет около 95% всей поверхности данного исследованного участка. На элювиальный горизонт, в котором мелкие корни составляют лишь 0,3% всей массы корней этого горизонта, приходится, таким образом, всего около 5% поверхности корней. Таким образом, в отношении питания растений роль элювиального горизонта, безусловно, второстепенна. В то же время наличие в нем почти исключительно грубых корней со средним диаметром около 0,5 *см* указывает на то, что эти корни, вероятно, играют главным образом механическую роль.

Наблюдения В. Шмидта (28) в Украинском правобережном Полесьи в общих чертах совпадают с приведенными выводами Качинского и Погребняка. По Шмидту главная масса корневой системы в борах, суборах и некоторых типах ольсов (ольшанников) состоит из корней, расположенных преимущественно у поверхности почвы и не выходящих за пределы окрашенного гумусового горизонта и избегающих элювиального горизонта. Чем ближе к поверхности лежит оподзоленный горизонт E и чем менее мощен гумусовый, тем ближе к поверхности и шире в стороны (дальше от ствола) идут корни деревьев, сильно здесь разветвляющиеся, густо переплетающиеся между собой и часто образующие как бы войлок, который иногда даже трудно перерезать лопатой. Поэтому во влажных и мокрых типах лесов Полесья основание ствола деревьев часто имеет „лапы“ (рис. 5), образованные толстыми корнями, разрастающимися и выходящими наверх вследствие того, что гумусовый горизонт уже „переполнен“ массой корней. То же наблюдаем и в сухих борах, где растительностью используются почти исключительно атмосферные осадки, но тут нет такого плотного войлока корней, так как деревья расположены не так густо, да и гумусовый горизонт мощнее.

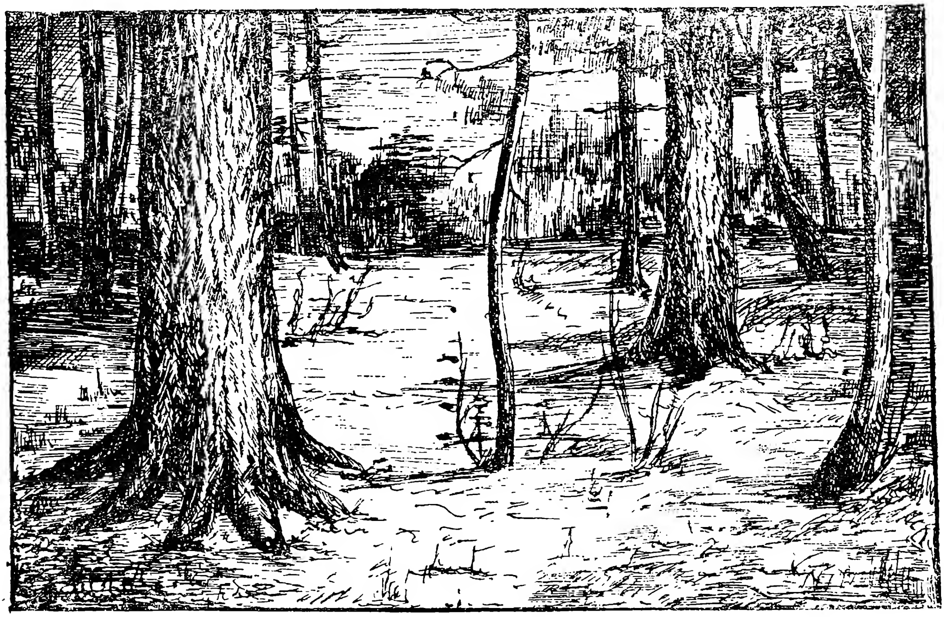


Рис. 5. „Корневые лапы“ в влажном типе леса (по Шмидту и Погребняку).
Abb. 5. „Wurzelpfoten“ im feuchten Waldtypus (nach Schmidt und Pogrebniak).

В таких типах лесов, где гумусовый горизонт наиболее мощный, а элювиальный выявлен слабо, корневая система деревьев распределяется уже иначе — значительно равномернее. Она не сосредоточена в приповерхностном слое почвы, а распространяется глубже. Такое распределение наблюдаем в свежих борах и суборах.

Стержневые корни, их форма и характер распространения в почве также зависят от типа и разности почвы и связанного с ней типа леса. В свежих борах и суборах находим типичный стержневой корень с боковыми корнями, отходящими от него вертикально. Во влажных типах, где элювиальный горизонт более развит, стержневой корень значительно слабее. То же наблюдается и в сухих борах, но уже по другим причинам — вследствие бедности нижних горизонтов влагой. В мокрых типах лесов и в багнах вертикальный стержневой корень исчезает почти совсем. Из приведенных данных Шмидт не без основания делает заключение, что вертикальные стержневые корни играют механическую роль, и их распределением можно объяснить, например, легкое вырывание корня сосны в мокрых и влажных типах леса и устойчивость ее в свежих борах и суборах. Таким образом ориентировочное исследование корневой системы древесной растительности на почвах подзолистого типа дает возможность сделать следующие обобщения:

а) Основная масса корней во всех исследованных подтипах лежит в гумусовом горизонте.

б) Элювиальный горизонт используется корневой системой в значительно меньшей степени.

в) В иллювиальном горизонте, на основании единичного наблюдения, требующего проверки, констатировано накопление массы корней.

г) В сухом бору, на скрыто-подзолистой почве (боровом песке) скопление корней найдено не в верхней пересохшей части гумусового горизонта, а в нижней.

д) В слабо оподзоленных (переходных к средне оподзоленным) легких почвах, кроме максимума корней в гумусовом горизонте (40,6% всей массы), минимума в элювиальном (4,1%), второй максимум корней наблюдался в иллювиальном горизонте (21,1%), а затем в материнской породе.

е) На глее-подзолистых почвах, с близким к поверхности уровнем грунтовых вод, вся масса корней сосредоточена в слое до 46 *см*, а глубже корней нет. Таким образом в различных почвах корневая система деревьев распределяется различно, и нельзя согласиться с акад. А. Н. Соколовским (19), который на основании одного из описаний распределения корней у сосны в известном типе почв делает обобщение о корневой системе сосны вообще.

ж) Совершенно ясно, что под влиянием бурелома легче всего вырываются с корнями деревья в мокрых типах леса на глее-подзолистых почвах, где вся корневая система расположена вблизи поверхности; здесь же легче всего производить и выкорчевку леса.

з) Корневая система деревьев в подзолистых почвах развита вглубь не так значительно, как это обычно считают. Иное положение в почвах степи и лесостепи, где влажные слои расположены на значительной глубине и где корневая система имеет совсем иной вид.

и) Естественное возобновление молодняка во влажных типах должно затрудняться чрезвычайно густым переплетением корней в верхнем слое и усиленной подземной конкуренцией старых корней с корнями молодняка. В других типах, где корневая система распределяется более равномерно по почвенному профилю, эта конкуренция менее резко выражена.

Растительность полей

После вырубки лесов и уничтожения лесной растительности те же самые места и те же почвы занимает культурная растительность полей.

Исследования корневой системы ряда культурных растений, произведенные в Мархлевском районе Киевской области (б. Житомирской обл.) А. Калмыковой (4) и в Городнянском районе Черниговской обл., показали, что распределение корней травянистых полевых растений, как однолетних, так и многолетних, заметно отличается от того, что мы наблюдали у лесной растительности. Приведем несколько примеров.

Овес на средне-оподзоленном супеске (с Дерманка, Мархлевского района). От надсемядольного колена у овса отходят пучком придаточные корни; часть их сравнительно коротка, густо покрыта корневыми волосками, настолько плотно сцементировавшимися с частичками почвы, что они придают корням вид довольно толстых веревочек до 4 *мм* толщины. Часть же углубляется сразу.

От семени, как это констатировано было всюду, отходит большей частью три зародышевых корня. Один из них идет вертикально вниз и заканчивается обычно на глубине около 60 *см* элювиального горизонта, второй — горизонтально, постепенно поднимается вверх к поверхности почвы и заканчивается на глубине 1—2 *см*; третий идет косо вниз под углом 45°, затем быстро поворачивается вертикально вниз.

Как зародышевые, так и придаточные корни образуют в гумусовом горизонте довольно длинные боковые корешки. В переходном слое к элювиальному горизонту (EH) эти боковые корешки и их разветвления значительно тоньше и короче. В элювиальном горизонте корней очень немного, притом они проходят почти исключительно по старым корневищам и ходам землероев. В иллювиальном горизонте корней овса почти нет.

Ко времени жатвы корневая система овса уже отмирала. При этом в гумусовом горизонте все корни были живы, в нижней части переходного слоя EH встречались многочисленные перегнившие придаточные корни, а зародышевые корни были еще совершенно живы и функционировали. Таким образом отмирание корней начинается от их концов, а зародышевые корни, о которых обычно думают, что они прекращают свою деятельность с развитием придаточных, функционируют все время существования растения, и никак не меньше, чем придаточные.

Что касается распределения массы и поверхности корней по горизонтам, то из приводимой ниже табл. 12 (см. также рис. 4, диагр. 12) видно, что на гумусовый горизонт мощностью около 20 *см* приходится около 77% всей массы корней и около 84% всей корневой поверхности. На переходный слой EH мощностью 24—25 *см* с пятнами и затеками гумуса в верхней части приходится лишь 16—17% всей массы корней и до 12% корневой поверхности. В элювильном горизонте находим всего около 4% массы корней, а еще глубже — совсем незначительное количество, к тому же принадлежащее уже не овсу, а сорнякам — березке (*Convolvulus arvensis*) и хвощу *Equisetum arvense* L.). Мы специально так подробно остановились на описании рневой системы овса потому, что почти такое же самое распределение системы корней находим и у большинства других культурных злаков.

Корневая система растений на оподзоленных почвах, как и всюду, имеет различный вид, в зависимости от индивидуальных свойств этих почв, в частности от мощности отдельных горизонтов, от степени их уплотнения и других физических и химических свойств, от количества питательных веществ и т. д. Громадное значение имеет грунтовая вода и ее уровень. Для того, чтобы иллюстрировать зависимость распределения корней от этих факторов, в первую очередь от

ТАБЛИЦА 12

Распределение корней на поле овса на средне-оподзоленном супеске в Мархлевском районе

TABELLE 12.

Wurzelverteilung im Haferfelde auf mittel-podsoliertem Lehmsand im Rayon Marchlev

Горизонты Horizonte	Высота в *см* Höhe in *см*	Вес корней Wurzelgewicht				Поверхность корней в горизонте в *м*² Oberfläche der Wurzeln im Horizont in *м*²
		в горизонте im Horizont		в слое почвы в 10 *см* in der Bodenschicht von 10 *см*		
		в *г* in gr.	в проц. от общего веса корней in Proz. zum allgemeinen Wurzelgewicht.	в *г* in gr.	в проц. к весу корней верхнего слоя in Proz. zum Wurzelgewicht der obersten Schicht.	
H 0—21 *см.* Гумусовый, серый, бесструктурный	21	279,4	77,2	133,0	100 %	38,92
EH 21—46 *см.* Переходный, с затеками гумуса	25	57,6	15,8	23,0	17,3	5,52
E_1 46—66,5 *см.* Элювиальный рассыпчатый, весьма уплотненный .	20,5	14,1	3,9	7,0	5,3	1,61
I_1 66,5—84 *см.* Иллювиальный, уплотненный слегка оглеенный. . . .	17,5	7,4	2,0	4,0	3,0	0,21
I_1 84—100 *см.*	16	3,8	1,1	2,3	1,7	0,16
Итого до 1 *м.* .	100	362,2	100			46,42
I_1 114—125 *м.* Иллювиальный, уплотненный, слегка оглеенный . .	11	0,3		0,3	0,2	0,01
I_2 133,5—150 *м.* Более уплотненный, оглеение увеличивается . .	11,5	0,2		0,2	0,2	0,01

уровня грунтовой воды, приведем описание корневой системы клевера (2-летнего), исследованной А. Калмыковой в том же Мархлевском районе в Киевском Полесьи.

Расположение корней клевера на слабо-оподзоленной супесчаной почве с грунтовыми водами на глубине свыше 200 *см* изображено на рис. 6: главный корень (стержневой) идет вертикально и оканчивается обычно на глубине 75—80 *см* в элювиальном горизонте, причем у отдельных экземпляров он проходит значительно глубже, до 180 *см*, и оканчивается уже в материнской породе. От него отходят в гумусовом горизонте многочисленные боковые корешки, густо покрытые клубеньками. Часть их сразу же идет косо вниз, а часть сначала направлена горизонтально и лишь на расстоянии 20—30 *см* от главного корня постепенно заворачивает вертикально вниз. Все они большей частью заканчиваются не глубже 70—80 *см*. В переходном горизонте ЕН клубеньков значительно меньше, а в элювиальном их совсем нет. Но если в горизонте ЕН или даже Е встречается старая кротовина или ход старого корня дерева, окрашенные гумусом, то в таком гумусовом пятне корни клевера сразу же начинают разветвляться и образуют клубеньки.

На дерново-слабо-оподзоленной почве, где уровень грунтовой воды около 110 *см*, но после дождей повышается до 30—35 *см* от поверхности, корневая система клевера имеет совсем иной вид (рис. 7). Главный корень не заходит глубже гумусового горизонта. Вместо укороченного главного корня чрезвычайно развита система боковых корней, также сосредоточенных, главным образом, в гумусовом горизонте. Все они (как и главный корень) сильно разветвляются в этом горизонте и образуют множество боковых корешков, из которых часть сразу же

ТАБЛИЦА 13

Распределение массы корней клевера на оподзоленных почвах с различными уровнями грунтовых вод

TABELLE 13

Verteilung der Wurzelmasse des Klees in podsolierten Boden mit verschiedenem Grundwasserstand

Почва — слабо оподзоленный супесок с глубокими почвенными водами. Boden—schwach podsolierter Lehmsand mit tiefem Grundwasserstand Горизонты Horizonte	Вес корней Wurzelgewicht: в горизонте в проц.[1] Im Horizont[1] in Proz.	Вес корней Wurzelgewicht: в слое почвы мощн.[2] в 10 *см* In der Bodenschicht von 10 *cm*[2] Mächtigkeit
Н 0—25 *см*. Гумусовый	84,8	100%
ЕН 25—50 *см*. Переходный с пятнами гумуса	11,0	12,0
Е 50—100 *см* элювиальный. 50—62 *см*	3,4	8,4
62—87 *см*	0,8	0,8
87—100 *см*	0,1	0,1
Всего до 1 *м*.	100%	

Почва — дерново-слабо-оподзоленный супесок с высоким уровнем грунтовой воды Boden — rasig-schwach-podsolierter Lehmsand mit hohem Grundwasserstand Горизонты Horizonte	Вес корней Wurzelgewicht: в горизонте в проц.[1] im Horizonte in Proz.[1]	Вес корней Wurzelgewicht: в слое почвы мощн.[2] в 10 *см* in der Bodenschicht von 10 *см*. Mächtigkeit[2]
Н 0—21 *см*. Гумусовый	92,9	100
ЕН 21—32 *см*. Переходный с затеками гумуса	6,1	13,5
Е 32—57 *см*. Элювиальный	1,0	0,9
ЕI 57—77 *см*. Уплотненный с языками иллювия	0,1	0,1
I 77—100 *см*. Уплотненный иллювиальный	0,1	0,1
Всего до 1 *м*	100%	

---

[1] Проценты от общего веса корней. Prozente vom allgemeinen Wurzelgewicht.

[2] В процентах к весу корней верхнего горизонта, принятому за 100. In Proz. zum Wurzelgewicht des obersten Horizontes, der als 100 gilt.

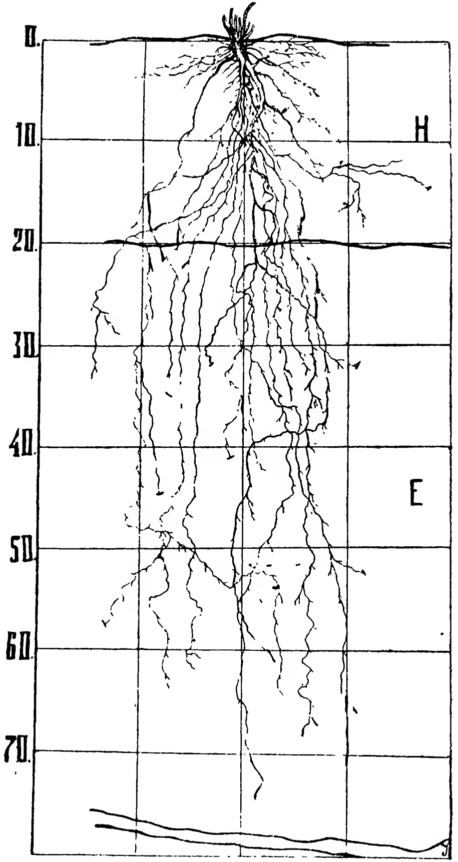


Рис. 6. Корневая система *Trifolium pratense* L. на слабо-оподзоленном супеске с грунтовыми водами на глубине свыше 200 *см.*

Abb. 6. Das Wurzelsystem von *Trifolium pratense* L. im schwach podsolierten Lehmsand mit Grundwasser in einer Tiefe von über 200 *cm.*

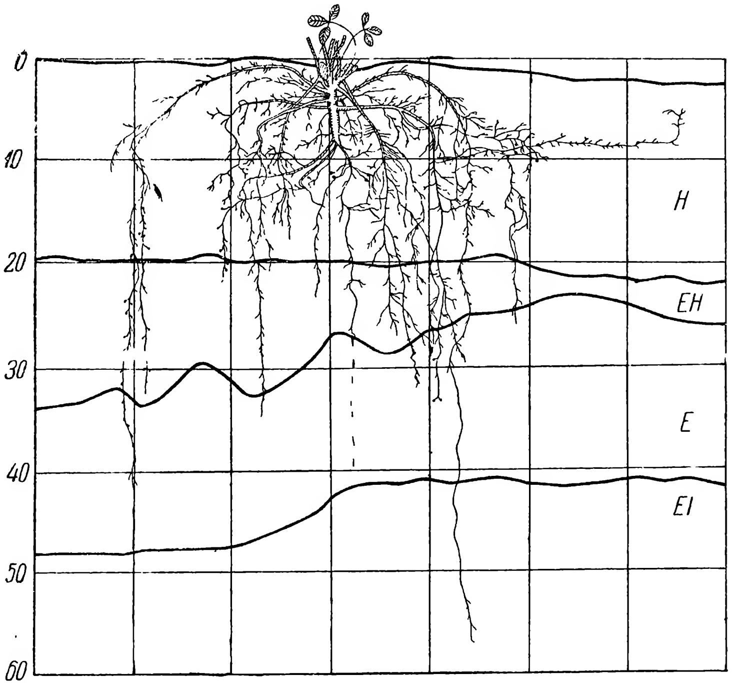


Рис. 7. Корневая система *Trifolium pratense* L. на дерново-слабо-оподзоленном супеске с высоким и непостоянным уровнем грунтовых вод, колеблющимся от 110 *см* до 30—35 *см* от поверхности.

Abb. 7. Das Wurzelsystem von *Trifolium pratense* L. in rasigem schwach podsoliertem Lehmsand mit hohem und unbeständigem zwischen 110 *cm* bis 30—35 *cm* von der Oberfläche schwankendem Grundwasserstand.

идет косо вниз, а другие — сначала горизонтально, а затем также заворачивают вниз. От конца главного корня, на границе гумусового и переходного к элювиальному горизонтов отходят многочисленные вертикальные тонкие корешки, заканчивающиеся уже в элювиальном горизонте на глубине около 35 *см* утолщением в форме вилочки. На этой же глубине находим много перегнивших корней. Очевидно, корни, проникающие глубже, отгнивают при поднятии уровня грунтовой воды. Таким образом, в то время как на почвах со сравнительно глубоким уровнем грунтовой воды корневая система клевера проникает глубоко (до 180 *см*) и главный корень длинный, на почвах с близкими к поверхности грунтовыми водами клевер приобретает укороченный главный корень, и почти вся корневая система сосредоточена в верхних слоях.

Еще яснее это скопление корней в верхних слоях почвы при высоком уровне грунтовых вод видно из таблицы 13 (см. рис. 4, диагр. 13a и 13b). Здесь приведены данные для обоих вариантов (для упрощения лишь указаны относительные цифры в проц.), настолько ясные, что не требуют коментариев.

Почвы лугового типа почвообразования

Вторичная естественная растительность на оподзоленных почвах луговая. Луга появляются как результат вырубания лесов, после уничтожения древесной растительности и, по своему флористическому составу, почвенным разностям, которые они занимают, и вообще по всему комплексу эколого-топологических условий (в первую очередь условий увлажнения) — весьма разнообразны. В зависимости от всех этих обстоятельств растительный покров лугов состоит, преимущественно или почти исключительно, то из злаков, то из осок; иногда в нем преобладают двудольные. В нашем очерке мы не беремся проанализировать корневую систему растительности всех основных типов лугов и ограничимся несколькими наиболее характерными примерами.

На дерново-подзолистой, средне-оподзоленной, сильно оглеенной почве (пылеватая суглино-супесь) в Городнянском районе (левобережное Полесье Черниговской обл.), с сильно колеблющимся уровнем грунтовой воды, который то повышается до самой поверхности, то понижается на значительную глубину, растительный покров состоит преимущественно из злаков (*Agrostis alba*, *Festuca pratensis*, *Poa pratensis*, *Festuca rubra* и др.), отчасти двудольных (*Achillea millefolium*, *Vicia cracca* и др.). Как видно из таблицы 14 (и рис. 4, диагр. 14), главная масса корней (96%) лежит в гумусовом горизонте. На иллювиальный горизонт приходится лишь 1,7% массы корней, а на элювиальный горизонт и материнскую породу — еще менее. Это распределение корней приходится связать, в первую очередь, с колебанием уровня грунтовой воды и с периодическим поднятием его в верхние слои почвы, вследствие чего образуются неблагоприятные анаэробные условия для развития корневой системы, как непосредственно, так и благодаря соответствующему изменению почвы (оглеение и т. д.).

Не меньшее значение имеет, вероятно, и накопление основной массы органических веществ гумусового горизонта, которое обыкновенно проявляется значительно резче чем в оподзоленных почвах под полями, описанных выше.

На луговой карбонатной почве в том же Городнянском районе, с мощным гумусовым горизонтом, с более глубоким чем в предыдущей уровнем грунтовой воды и разнообразным растительным покровом, в котором злаки (*Phleum pratense*, *Festuca rubra*) и осоки (*Carex*

ТАБЛИЦА 14

Распределение корней растительности влажного луга на дерново-подзолистой, средне-оподзоленной, средне-оглеенной почве

TABELLE 14

Wurzelverteilung der Vegetation feuchter Wiesen im rasig-podsolierten, mittelpodsolierten, mittelvergleiten Boden

Горизонты Horizonte	Глубина слоя в *см* Schichtentiefe in *cm*	Вес корней Wurzelgewicht				Поверхность корней в горизонте в $м^2$ Wurzeloberfläche im Horizont in m^2
		в горизонте im Horizont		в слое почвы в 10 *см* in der Bodenschicht von 10 *cm*		
		в *г* in gr.	в проц. к общему весу in Proz. zum allgemeinen Gewicht	в *г* in gr.	в проц. к весу верхнего слоя, принятому за 100% in Proz. zum Gewicht der obersten Schicht = 100	
H (Gl) 0—20 *см*. Темно-серый гумусовый горизонт	20	654,5	96,4	327,3	100%	64,3
H (Gl) 20—32 *см*. Серовато-белесый элювиальный	12,5	11,8	1,7	9,5	2,9	0,6
H (Gl) 32—58 *см*. Иллювиальный, ржаво-бурый с зеленоватым оттенком	25	10,2	1,5	4,1	1,2	1,0
P_1 KGl 58—83 *см*. Сизовато-белесый, легкосуглинистый, с карбонатами	25	2,4	0,4	1,0	0,3	0,1
P_2 Gl 83—100 *см*. Белесовато-сизый глинистый песок	17,5	0,2	<0,1	0,1	<0,01	<0,01
Всего до 1 *м*	100	679,1	100			66

panicea) составляют лишь около 35% надземной массы, а остальная принадлежит бобовым (*Vicia cracca*, *Trifolium repens*) и разнотравью (*Galium verum*, *Achillea millefolium*), корневая система растений имеет вид, изображенный согласно табл. 15 на рис. 4, диагр. 15 (стр. 391).

Основная масса корней и здесь лежит в гумусовом горизонте, который тут значительно мощнее, чем у описанной выше дерново-подзолистой почвы и содержит больше гумуса. Этим-то и объясняется то, что на луговой почве свыше 96% всей массы корней лежит в почвенном слое мощностью в 32 *см*, причем при переходе от верхней части горизонта к нижней количество корней постепенно уменьшается (от 68% в верхней части до 27% — в нижней), а в дерново-подзолистой почве такое же количество корней (свыше 96%) лежит в гумусовом горизонте мощностью лишь в 20 *см*, а на глубине от 20 до 32 *см*, в элювиальном горизонте, находим лишь 1,7% всей

ТАБЛИЦА 15

Распределение корней растительности влажного луга на луговой карбонатной почве

TABELLE 15

Wurzelverteilung der Vegetation feuchter Wiesen im Wiesen-Karbonatboden

Горизонты Horizonte	Глубина в *см* Tiefe in *cm*	Вес корней / Wurzelgewicht: в горизонте / im Horizont: в *г* in gr.	Вес корней / Wurzelgewicht: в горизонте / im Horizont: в проц. от общего веса in Proz. zum allgemeinen Gewicht.	Вес корней / Wurzelgewicht: в слое почвы в 10 *см* / in der Bodenschicht von 10 *cm*: в *г* in gr.	Вес корней / Wurzelgewicht: в слое почвы в 10 *см* / in der Bodenschicht von 10 *cm*: в проц. к весу корней верхнего слоя, принятому за 100% in Proz. zum Wurzelgewicht der obersten Schicht, die als 100% gilt	Поверхность в горизонте в *см*^{2} Wurzeloberfläche im Horizont in *cm*^{2}
H_1 0—7 *см.* Гумусовый комковато-зернистый	7	741,3	68,6	1059,6	100	68,2
H_2 7—32 *см.* Гумусовый неясно-комковатый	25	294 3	27,2	117,7	11,1	34,9
HP 32—45 *см.* Переходный	13	18,0	1,7	13,9	1,3	0,9
P_1K 45—70 *см.* Мергелистый, внизу немного оглеенный	25	19,4	1,8	7,8	0,7	1,7
P_2KGl 70—100 *см* Оглеенная измененная иллювиальными процессами карбонатная материнская порода	30	7,7	0,7			
70—88	18	6,8	0,6	3,8	0,3	0,3
88—100	12	0,9	0,1	0,7	0,1	0,1
Разом до 1 *м*	100	1081,2	100			106,2

массы корней. С этой же причиной следует связать и относительно большие абсолютные цыфры массы корней на луговой почве (свыше 1000 *г* до глубины 1 *м* против 680 *г* в дерново-подзолистой почве).

Торфянисто-болотная почва характеризуется присутствием сверху торфяного слоя, под которым уже лежит гумусовый горизонт. Увлажнение здесь обычно избыточное: в сухую погоду грунтовая вода стоит на глубине 1 *м* и глубже, а после дождей уровень ее поднимается до самой дневной поверхности.

Влажный луг на такой почве (слабо-оподзоленный глинистый песок) исследовала А. Калмыкова в Мархлевском районе (правобережное Полесье). Растительный покров на подобных почвах преимущественно состоит (60—85%$_0$ надземной массы) из *Nardus stricta* L. — одного из характернейших компонентов влажных „замычкованных“ лугов.[1]

---

[1] Украинское название *Nardus stricta* L. — „мычка“.

Кроме того найдены некоторые другие злаки (*Agrostis canina, Deschampsia caespitosa*) и немногочисленные двудольные.

Распространение корней по почвенным горизонтам здесь явствует из табл. 16 и рис. 4, диагр. 16: в торфянистой дернине, где сосредоточена основная масса органических веществ, где условия аэрации и питания наилучшие, расположена и основная масса корней — около 76%. В гумусовом горизонте, лежащем под дерниной, количество корней значительно меньше, а с дальнейшим углублением — в переходном, элювиальном и иллювиальном горизонтах — еще меньше. На этой почве обращает на себя внимание прежде всего громадная масса корней растений вообще (почти 2800 *г* корней и свыше 300 $м^2$ корневой поверхности на площади в 1 $м^2$ до глубины 1 *м*), а во-вторых значи-

ТАБЛИЦА 16

Распределение корней растительности влажного луга на торфяно-болотной почве

TABELLE 16

Wurzelverteilung der Vegetation feuchter Wiesen im Torf-Moorboden

Горизонты Horizonte	Глубина в *см* Tiefe in *cm*	Вес корней Wurzelgewicht				Поверхность корней в горизонте $м^2$ Wurzeloberfläche im Horizont in m^2
		в горизонте im Horizont		в слое почвы in der Bodenschicht von 10 *см*		
		в *г* in gr.	в проц. от общего веса. in Proz. zum allgemeinem Gewicht	в *г* in gr.	в проц. к весу корней верхнего слоя, принятому за 100% in Proz. zum Wurzelgewicht der obersten Schicht, die als 100% gilt	
T 0—14 *см.* Торфянистая темно-бурая дернина, больше чем на половину составленная из живых и мертвых корней	14	2115,7	75,8	1511,2	100%	235,1
H 14—25 *см.* Темно-серый гумусовый . .	11	316,5	11,3	287,8	19,0	35,6
EH 25—36 *см.* Переходный слой с затеками гумуса.	11	141,1	5,1	128,3	8,5	12,2
36—47 *см*	11	55,9	2,0	50,8	3,4	4,6
E 36—58 *см.* Элювиальный горизонт .	22	103,8	3,7			8,3
47—58 *см*	11	47,9	1,7	43,6	2,9	3,7
58—69 *см*	11	46,8	1,7	42,5	2,8	4,1
I 58—100 *см.* Иллювиальный горизонт — глееный песок		106,3	4,1			9,7
68—100 *см*	31	59,5	2,4	19,2	1,3	5,6
Всего до 1 *м* .	100	2783,4	100%			301 $м^2$

тельное количество корней в глубоких слоях почвы, составляющее даже в нижней части иллювиального горизонта почти 20 *г* на слой почвы мощностью в 10 *см*, в то время как во всех остальных рассмотренных примерах на этой глубине находим обычно не свыше 1—2 *г* корней, а чаще лишь десятые или даже сотые доли грамма.

Такие особенности распределения корней связаны с специфическими свойствами корневой системы господствующего здесь растения (*Nardus stricta* L.). От плотных дерновин последнего отходят многочисленные тонкие корешки, густо покрытые корневыми волосками; они образуют настоящую паутину, почти все расположены в торфянисто-дерновом слое, и лишь незначительная часть заходит в гумусовый горизонт, т. е. глубже 14 *см*. Вследствие этого в верхнем горизонте Т образуется настолько густая и плотная сеть корней белоуса, что ее трудно разрезать даже лопатой. Кроме этих тоненьких корешков, функция которых, безусловно, состоит в использовании влаги и питательных веществ торфянисто-дернового слоя, от дерновин отходят многочисленные, сравнительно толстые, грязно-желтые корни, углубляющиеся под различным углом в почве, а на границе торфяно-дернового слоя и гумусового горизонта, т. е. на глубине 12—15 *см* постепенно заворачивающие и идущие вертикально вниз.

В элювиальном горизонте эти корни довольно часто проходят по ходам старых корней, причем их боковые ответвления сразу же заворачивают и вместе с материнским корнем идут вертикально вниз, не выходя из хода старого корня, в котором, таким образом, часто находим целый пучок живых корней, скрученных как шпагат. На различной глубине в переходном (ЕН) и элювиальном горизонте, начиная от 36 *см* и глубже, корни часто как бы внезапно заканчиваются, но от их толстых концов отходит один-два тоненьких корешка, идущие вниз и являющиеся как бы продолжением окончившегося корня. Это явление объясняется влиянием значительного колебания грунтовых вод; повышение ее уровня приводит, вероятно, к отмиранию корней первого порядка (более толстых), в частности их нижней части. С этим связано это внезапное, как бы естественное окончание этих корней. После понижения уровня грунтовых вод, корни II порядка, отходящие от отмерших кончиков корней I порядка, быстро развиваются, растут вниз и заменяют, таким образом, материнские корни.

Корни *Nardus stricta* идут довольно глубоко и заходят даже в песок плывун; они найдены на глубине свыше 145 *см* (дальнейшим наблюдениям мешает грунтовая вода, но часть их идет, безусловно, глубже).

Таким образом, у *Nardus stricta* L. отмечено: а) чрезвычайное развитие корневой системы как по массе, так и по глубине проникания корней в глубокие слои почвы и материнской породы; б) не столь резкая реакция на избыточное увлажнение почвы, как у большинства культурных растений (быстро погибающих от этого) и замена отмерших корней боковыми корешками, идущими вглубь после падения уровня грунтовой воды.[1] Этими свойствами и объясняется то, что белоус может занимать наименее бедные почвы с повышенной влажностью, непостоянным, часто очень высоким уровнем грунтовых вод, и в этих условиях немногие растения могут конкурировать с ним (если не вмешивается человек, применяющий специальные агротехнические и мелиоративные приемы); с другой стороны временные засухи также не отражаются слишком отрицательно на развитии *Nardus stricta* L. благодаря густой сети мелких корней в верхнем горизонте, дающей возможность использовать поверхностную влагу, и глубоким корням, доставляющим влагу из глубоких слоев почвы. С этими свойствами связано естественное „замычковывание“ лугов и их ухудшение.

---

[1] Впрочем по наблюдениям в правобережном Полесьи Ф. К. Терещенко, которыми он любезно поделился с нами, *Nardus stricta* L. не переносит продолжительного заливания водой и погибает на лугах, где вода стоит в течение 2—3 месяцев.

В нашу задачу не входит здесь дать описание корневой системы всех луговых растений, а потому ограничимся приведенным примером.

Итак, корневая система у луговой растительности характеризуется:

а) Большой, в абсолютных цифрах, массой и поверхностью корней, часто в несколько раз превышающей цифры, констатированные у растительности полей.[1]

в) Весьма благоприятным соотношением между надземной и подземной массой. Так, в приведенных примерах, на один грамм надземной массы растений приходится:

на дерново-подзолистой почве 2,0—2,1 *г* корней и около 0,2 $м^2$ корневой поверхности;

на луговой карбонатной почве 6,8 *г* корней и около 0,7 $м^2$ корневой поверхности;

на торфяно-болотной почве 7,6—9,4 *г* корней и 0,8 $м^2$ корневой поверхности.

с) В дерново-подзолистой почве с ее резко выраженными горизонтами, где основная масса питательных веществ сконцентрирована в гумусовом горизонте, а глубже лежат бесплодные слои, распределение корней также ясно диференцировано: в гумусовом горизонте лежит до 96% корней, в элювиальном лишь 1,7% и т. д.

d) С переходом от дерново-подзолистых почв к луговым, с развитием лугового процесса почвообразования, с появлением мощного гумусового горизонта и, до известной степени, сглаживанием резкой диференциации отдельных горизонтов, корневая система распределяется более равномерно в почвенном профиле, и основная ее масса связана со всем достаточно здесь мощным гумусовым горизонтом.

е) В торфянисто-болотной почве, в дерновине с весьма благоприятными физическими свойствами и скоплением органических веществ, сосредоточивается главная масса корней (около 75%), а в гумусовом горизонте лежит лишь 11—12%.

Солонцы

Солонцы пользуются довольно значительным распространением на Украине. Они образуют почти сплошную полосу в Присивашьи, по берегам Черного и Азовского морей. Пятна их находим во всех разностях черноземов Украины, где, вместе с последними, они образуют черноземно-солонцовый комплекс. Чем дальше к северу, тем площадь, занятая солонцами, меньше. Поэтому в южном черноземе, а особенно в его южных разностях, пятна солонцов встречаются чаще всего и играют заметную роль в почвенном покрове. В подзоне обыкновенного чернозема количество их значительно меньше, здесь они расположены почти исключительно по речным террасам, на склонах и дне балок. Характерные признаки типичного солонца, связанные с сильно выраженными элювиально-иллювиальными процессами (вымывание органических и минеральных коллоидов из приповерхностного слоя и образование иллювиального горизонта) таковы:

---

[1] Следует помнить, что на лугах преобладают многолетники, а на исследованных полях — однолетники (кроме клевера).

Резкая диференциация горизонта.

Элювиальный горизонт начинается от самой поверхности, серый или белесый, пластинчатый.

Иллювиальный горизонт весьма уплотненный, иногда с трудом поддающийся лому; в сухом виде большею частью разбивается трещинами на столбы, призмы, ореховатые отдельности, в зависимости от чего солонец называем столбчатым, призматическим, ореховатым.

Мощность горизонтов очень вариирует. Иногда элювиальный горизонт имеет мощность всего лишь 2—3 *см*, и таким образом иллювиальный начинается очень близко от поверхности (корково-столбчатый солонец). Если мощность элювиального горизонта свыше 5 *см*, то перед нами обыкновенный солонец (столбчатый, призматический и т. д.). Наконец, если уплотненный иллювиальный горизонт лежит глубже чем 200 *см*, такой солонец называем глубоко-столбчатым (глубоко-призматическим и т. д.). Механический состав почвы солонцов обычно довольно тяжелый — суглинистый или глинистый.

Естественная растительность солонцов весьма своеобразна и состоит из ксерофильных видов (*Artemisia maritima* L. s. l., *A. taurica* Willd., *Kochia prostrata* Schrad., *Aster villosus* Benth. et Hook). Растительный покров большею частью разреженный, и между отдельными экземплярами растений видна голая поверхность потрескавшейся земли. Как известно, условия для развития растительности на солонцах мало благоприятны. В верхнем горизонте (элювиально-гумусовом), вследствие глубоко зашедших элювиальных процессов, количество питательных веществ весьма ограничено, гумуса мало (2—3%, а иногда и меньше). Иллювиальный горизонт до известной степени препятствует развитию корней даже благодаря своим механическим свойствам. Его водонепроницаемость, особенно во влажном состоянии, не дает возможности воде атмосферных осадков равномерно распределиться по почвенному профилю и далее использоваться растительностью в течение более или менее значительного времени. Тут после дождей вода скопляется лишь в верхнем (элювиальном) горизонте, из которого быстро используется корнями, а частично испаряется. В то же время более глубокие горизонты остаются недостаточно увлажненными. Поэтому на солонцовых пространствах создаются вообще более засушливые условия, чем на черноземе, расположенном рядом.

Такие свойства солонцовых почв, в первую очередь, отражаются на растительности. Естественная растительность, как уже сказано, ксероморфна, и видовой состав ее специфичен. Обычная культурная растительность развивается на солонцах довольно плохо, и пятна солонцовых и солонцеватых почв на полях можно большею частью выделить по худшему состоянию посева. Поэтому для солонцовых почв, если не применять специальных мер, следует подбирать специфические культуры.

Исследование корневой системы первобытной растительности на столбчатых солонцах в Аскании Нова (преобладают *Kochia prostrata* Schrad. и *Festuca sulcata* Hack.) показало (см. табл. 17 и рис. 4, диагр. 17), что главная масса корней лежит в верхнем элювиальном горизонте мощностью в 12—16 *см*, где ее насчитывается до 60—65%.

От толстых стержневых корней двудольных отходят многочисленные боковые корни, с многочисленными ответвлениями, использующими относительно рыхлый элювиальный горизонт. В иллювиальном уплотненном столбчатом горизонте количество боковых корней меньше, причем они идут обычно уже не горизонтально (чему препятствует сложение почвы), но заворачивают вниз, часто сразу же у места своего начала, и вместе со стержневыми корнями идут почти вертикально вниз по трещинам между столбами, часто используя при этом остатки и ходы старых корней. Давление уплотненного горизонта, в частности во время намокания столбов его и связанного с этим закрытия трещин, вызывает то, что наиболее тонкие и нежные корни здесь обычно не цилиндрической формы, а плоские, плотно прижаты к стенкам трещин. По количеству в иллювиальном горизонте лежит всего 10—20 % корней.

ТАБЛИЦА 17

Распределение корней растительности ассоциации *Kochia prostrata* + *Festuca sulcata* в столбчатом солонце

TABELLE 17

Wurzelverteilung der Vegetation der Assoziation *Kochia prostrata* + *Festuca sulcata* im Säulensolonetz

Горизонты Horizonte	Мощность слоя в *см* Schichtenmächtigkeit in *cm*	Вес корней Wurzelgewicht				Поверхность в $м^2$ Oberfläche in m^2	
		в горизонте im Horizont		в слое почвы в 10 *см* in der Bodenschicht von 10 *cm*		в горизонте или части его im Horizont oder seinem Teil	в слое почвы мощностью в 10 *см* in der Bodenschicht von 10 *cm* Mächtigkeit
		в *г* in *gr*	в проц. от общего веса корней in Proz. zum allgemeinen Wurzelgewicht	в *г* in *gr*	в проц. к верхнему слою, принятому за 100% in Proz. zur obersten Schicht, die als 100% gilt		
E 0— 18 *см*	18	773,9	66,3	429,9	100	89,0	49,1
IH 18— 39 „	21	152,6	13,1	72,7	16,9	14,8	7,0
IHP 39— 47 „	8	95,8	8,2	119,7	27,8	7,0	8,8
IP(K) 47— 72 „	25	67,5	5,8	27,0	6,3	6,9	2,8
P(K) 72—100 „	28	86,0	6,6	30,7	7,1	8,5	3,0
Всего до 1 *м*	100	1175,8	100			126,2	
P 125—150 *см*	25	13,6		5,4	1,3	1,6	0,6

Нижняя часть иллювиального горизонта (IHP) — переходная от 40 до 50 *см* (т. е. мощностью около 10 *см*)—не столь плотна и разделяется не на столбы, а непосредственно на довольно прочные ореховатые отдельности. Корни здесь обычно снова начинают больше разветвляться. Боковые корешки, отходящие от главного стержневого, снова идут горизонтально и косо вниз, а не сразу вертикально, как в иллювиальном горизонте. Более благоприятными физическими свойствами этого слоя объясняется и то, что масса корней в нем иногда превышает массу корней вышележащего уплотненного горизонта, что ясно видно из нашей таблицы.

Следует подчеркнуть, что такое распределение корней, т. е. увеличение их массы под столбчатым горизонтом, наблюдается далеко не всегда. В последнем случае общий характер распределения корней приближается к тому, что наблюдали в исходном почвенном типе данного района, т. е. в определенном варианте чернозема. Глубже идет постепенное уменьшение массы корней. В связи с только что приведенным характером распределения корней по горизонтам следует обратить внимание на соотношения между активными и неактивными корнями в этих горизонтах. В верхнем элювиальном горизонте, где корневая система сильно разветвлена и образует множество тонких корней, использующих этот горизонт, обычно активные корни составляют свыше 90% массы корней этого горизонта. В иллювиальном горизонте, где корни мало разветвляются и представляют не столько органы поглощения, как проводящие (из более глубоких слоев), процент активных корней падает до 60—70. Наконец, еще глубже, где корни представляют почти исключительно всасывающий орган, относительное значение активных корней повышается сначала до 95%, а затем и до 100%. Это ясно видно из приводимых цифр, показывающих распределение активных корней по горизонтам столбчатого солонца:

Горизонты Horizonte	E	IH	IP	P	
Глубина . . . . Tiefe	0—13	13—40	40—52	52—77	77—100
Активных корней в проц. от общего веса корней . . . . Aktive Wurzeln in Proz. zum allgemeinen Wurzelgewicht	91	75	94	99	100

Если сравнивать корневую систему одного и того же растения на солонце и на черноземе, то можно констатировать, что на солонцовых почвах корни развиваются слабее и, главное, не идут так глубоко. Это особенно заметно у *Festuca sulcata* Hack. При этом и надземная часть растений развивается значительно слабее и хуже, а самое растение в целом менее устойчиво относительно неблагоприятных условий (напр., растительность на солонцовых почвах под влиянием выпаса деградирует быстрее, чем на несолонцеватых разностях).

Естественная растительность солонцеватых почв по своему флористическому составу является промежуточной между степной растительностью соответствующей зональной разности чернозема и растительностью солонцов. Почвенный разрез показывает, что здесь обычно верхний горизонт не столь выщелочен и по окраске часто приближается к гумусовому горизонту чернозема, но нижняя часть его все же обычно в большей или меньшей степени уплотнена, что и указывает на известную солонцеватость. Распределение корней как первобытной растительности, так и культурных растений на солонцеватых почвах большей частью приближается к распределению на соответствующей разности черноземов. Впрочем, характер прохождения корней по отдельным горизонтам (напр. в иллювиальном) может приближаться или к тому, что уже описано на черноземах, или к типу, отмеченному на солонцах. Поэтому мы здесь далее на этом не останавливаемся.

Солоди

Солоди, или, как их иногда неправильно называют, подзолистые почвы подов (Махов, 9) — это почвы, генетически связанные с солонцами. Они распространены в черноземной зоне Украины (чем южнее, тем чаще) и встречаются в неглубоких, но часто громадных, иногда в несколько десятков *км*^{2} при глубине 5—10 *м*, блюдцеобразных понижениях — степных подах.

В подах, в частности на юге Украины, где они наиболее характерны и типичны, создается довольно своеобразный водный режим. Обычно дно подов сухо и покрыто большей частью степной или же полустепной, полулуговой растительностью. Но в некоторые годы, при благоприятном стечении метеорологических условий, в результате весеннего таяния снегов, а иногда даже летом после дождей поды наполняются водой, стоящей в них в течение нескольких месяцев, а иногда сохраняющейся в них и на следующий год. Вследствие этого периодического затопления растительность из степной или полустепной внезапно превращается в водно-болотную или лугово-болотную, а в почве периодически создаются анаэробные условия, и, как результат, на известной глубине от поверхности идут процессы оглеения почвы и материнской породы, а по всему почвенному профилю — образование железо-марганцевых конкреций — бобовин. В результате объединения двух процессов (деградация солонца и периодическое затопление с анаэробиозом), на полуразрушенный профиль солонца накладываются признаки оглеения снизу, накопление, хотя и незначительное, гумуса сверху и т. д. Поэтому, для солодей подов среди южных черноземов, где они были исследованы (Аскания Нова), характерны следующие признаки:

Верхний слой, 8—10 *см* толщины, светло-серый, почти белый, с обильной присыпкой SiO_2, листоватый.

Глубже идет такой же самый по цвету или еще более светлый подгоризонт, часто немного плотнее, мощность которого 8—20 *см*.

Затем обычно наблюдаем темнобурый, с сизоватым оттенком, весьма уплотненный иллювиальный горизонт, растрескивающийся при высыхании на столбы или призмы, сильно оглеенный.

Еще глубже, до глубины нескольких метров, идет сизо-зеленоватый оглеенный весьма уплотненный лёсс, связанный с иллювиальным горизонтом переходным слоем.

Корневая система естественной растительности имеет следующий вид: основная масса корней (50—60 *см*) расположена в верхней части белесого подзоловидного горизонта в слое 8—12 *см*. Корни здесь довольно сильно разветвляются, образуют боковые корешки, покрытые корневыми волосками и сравнительно густо выполняют верхний слой почвы. Тут же расположена и большая часть корневищ злаков, масса которых бывает иногда значительна (напр., на некоторых исследованных площадках, на площади в 1 *м*^{2}, в верхнем слое почвы найдено от 175 *г* до 235 *г* корневищ *Alopecurus pratensis* L. и *Agropyrum repens* P. B. *pseudocaesium* Pacz.

В нижней части белесого элювиального горизонта мощностью 8—20 *см* (от 10 до 20—30 *см*) органических и минеральных питательных веществ еще меньше, чем в верхней части.[1] Этим можно объяснить то, что количество корней здесь резко уменьшается, в десятки раз. В оглеенном иллювиальном горизонте физические свойства (плотность и т. д.) весьма неблагоприятны для развития корневой системы и напоминают те, которые мы рассматривали в солонцах. Но накопление питательных веществ здесь, при незначительном их количестве в верхнем горизонте, вызывает то, что масса корней в верхней части этого горизонта заметно увеличивается по сравнению с массой в верхней части элювиального горизонта. Корни, правда, проходят здесь большей частью по трещинам, и лишь тонкие нитевидные и паутинообразные боковые корешки II и III порядка идут горизонтально, сплюснутые между отдельностями столбов этого горизонта.

---

[1] Наличие большого количества питательных веществ в приповерхностном слое можно объяснить двумя причинами: с одной стороны растительность, безусловно, накопляет здесь органические вещества, которые, минерализуясь, частично все-таки остаются на месте и не полностью выносятся вниз. С другой стороны не следует забывать и роли смыва делювиальными водами верхних слоев гумусового горизонта склонов пода с развитыми там темноцветными черноземовидными почвами и переноса частиц этих слоев на дно пода.

Глубже, в переходном слое и в оглеенной материнской породе — лёссе, количество корней снова уменьшается (далеко не так резко, как при переходе к нижней части элювиального горизонта) и постепенно сходит на-нет. Тип прохождения корней такой же, как и в иллювиальном горизонте. Общая глубина проникновения корней довольно значительна и, несмотря на неблагоприятные свойства почвы, вероятно, не на много меньше (а может быть и не меньше) чем в черноземах. Так, на глубине 235—237 *см* мы находили на площади в 1 *м*^{2} в слое почвы мощностью в 10 *см* еще около $2^1/_2$—3 *г* корней.

Указанное наблюдение подтверждает и табл. 18 (и рис. 4, диагр. 18), составленная на основании исследования корневой системы естественной растительности пода (преобладали *Alopecurus pratensis* L., *Agropyrum repens* P. B. *pseudocaesium* Pacz.) в Аскании Нова. В приведенной диаграмме особенно бросается в глаза внезапное уменьшение массы корней в нижней части элювиального горизонта.

ТАБЛИЦА 18

Распределение корней растительности ассоциации *Alopecurus pratensis* L. + *Agropyrum repens* P. B. *pseudocaesium* Pacz. в поду

TABELLE 18.

Wurzelverteilung der Vegetation der Assoziation *Alopecurus pratensis* L. + *Agropyrum repens* P. B. *pseudocaesium* Pacz. der Steppensenkung

Горизонты Horizonte		Высота слоя почвы в *см* Höhe der Bodenschicht in *cm*	Вес корней Wurzelgewicht				Поверхность в *м*^{2} Oberfläche in *m*^{2}	
			в горизонте im Horizont		в слое почвы в 10 см in der Bodenschicht von 10 cm		в горизонте или части его в *м*^{2} Im Horizont oder seinem Teile in *м*^{2}	в слое почвы, мощностью в 1 *см* в *м*^{2} in der Bodenschicht von 10 *cm* Mächtigkeit in *м*^{2}
			в *г* in gr.	в проц. общего веса корней in Proz. zum allgemeinen Wurzelgewicht	в *г* in gr.	в проц. к верхнему слою, принятому за 100% in Proz. zur obersten Schicht, die als 100% gilt		
EH	0—12 *см.*	12	1064,0	62,8	886,6	100%	84,44	70,37
E	12—20 „	8	31,9	1,9	39,9	4.5	1,24	1,55
IGl	20—45 „	25	290,0	17,1	116,0	13,1	27,80	11,12
PIGl	45—70 „	25	212,0	12,6	85,0	9,6	25,60	10,20
PGl	70—100 „	30	95,7	5,6	31,9	3,6	6,52	2,17
Всего до 1 *м*		100	1694,2	100%			145,6	

Культурная растительность на солодях в подах не исследовалась нигде, но есть основания думать, что и у нее корневая система распределяется по горизонтам так же как у естественной. Следует отметить, что использование подов юга Украины, т. е. там, где свойства их горизонтов наиболее выражены, для обычных полевых культур связано с известным риском именно вследствие отрицательных свойств этих горизонтов. Наличие почти водонепроницаемого оглеенного горизонта с высокой максимальной гигроскопичностью и с небольшим содержанием физиологически усваиваемой воды, а в то же время маломощный верхний элювиальный, бесструктурный горизонт вызывают то, что культурная растительность хорошо развивается лишь во влажные годы, но, конечно, не тогда, когда поды затопляются водой. В сухие же годы здесь создаются более засушливые условия чем в черноземных почвах вследствие быстрого высыхания верхнего горизонта и слабого использования уплотненного иллювиально-оглеенного нижнего.

Растительность песков

Песчаные почвы довольно широко распространены на Украине; так значительная часть почв Полесья по механическому составу можно отнести к пескам. Но такие почвы с более или менее диференцированными горизонтами мы рассмотрели при характеристике соответствующих типов почвообразования. Здесь же остановимся лишь на сыпучих и полусыпучих песках (часто закрепленных растительностью), которые имеют специфический вид, водный и питательный режим и т. д. Такие пески на Украине находим на второй террасе рек; наибольшие песчаные пространства (так называемые арены) расположены по левому берегу Нижнего Днепра, от с. Каховки и до Черного моря и Днепровского лимана, и известны отчасти под названием Алешковских песков; общая площадь их около 150 000 *га*. Меньшие арены лежат вдоль других рек Украины, напр. Донца, Самары и т. д. Для этих песков наиболее характерно:

Окрашенный гумусом светлосерый или серый (иногда лишь серовато-желтый) верхний слой песка мощностью 5—10 *см*.

Отсутствие какой бы то ни было структуры и сложения.

Наличие иногда на известной глубине прослоек песка, довольно плотно сцементированных с соединениями железа (Fe_2O_3), — псевдофибров, как результат деятельности грунтовой воды.

Грунтовые воды находим на различной глубине, но обычно не глубоко; ясно, что расстояние вершин песчаных холмов — кучугур — от грунтовой воды будет значительно больше, чем котловин между ними. Наконец, самой характерной особенностью песков является способность их к дефляции.

Поэтому исследование подземных органов псаммофитов, которыми последние закрепляют пески и прекращают явления дефляции, особенно важно. На Украине такие исследования были произведены в довольно больших масштабах на Цурюпинской (Алешковской) опытной станции Всесоюзного научно-исследов. института агролесомелиорации вблизи Херсона Е. М. Лавренко (8), отчасти возле села Британы, Каховского района, в совхозе „Победа революции“ (бывш. Корсуньский монастырь) М. Шалытом (25) и в той же Нижней Надднепрянщине — И. Пачоским (13). Весьма ценные и многочисленные наблюдения были произведены в последнее время в песчаной пустыне Кара-Кумы (Туркменистан) на Репетекской песчаной станции

Всесоюзного института растениеводства М. Петровым (14), Н. Базилевской, М. Сусловой (1) и др. Все эти исследования показали, что псаммофиты в общих чертах обладают почти одинаковыми признаками подземных органов, несмотря на громадное расстояние, отделяющие средне-азиатские арены от украинских. Это связано с одинаковыми свойствами песков и их режимом. Наиболее характерным признаком корневой системы псаммофитов является присутствие длинных корней, идущих горизонтально, недалеко от самой поверхности почвы и обладающих двойными функциями. Они не только максимально используют влагу приповерхностных слоев почвы, но играют и механическую роль, придерживая растение и придавая ему устойчивость при сдувании верхнего слоя песка. Эти боковые горизонтальные корни часто превышают по своей длине вертикальные. Так, по наблюдениям Е. Лавренко, у ряда растений констатированы нижеследующие соотношения между диаметром корневой системы и глубиной ее проникания:

	Глубина	Диаметр
Agropyrum cristatum P. B.	67 *см*	55 *см*
Festuca ovina L. ssp. *Beckeri* Hack. .	70 „	70 „
Koeleria glauca D. C.	70—80 „	65—70 „
Stipa Joannis Çelak.	78 „	96 „

Благодаря такой особенности корневая система псаммофитов имеет большей частью зонтикообразную форму, наиболее ясно выраженную у растений со стержневым корнем (см. рис. 8).

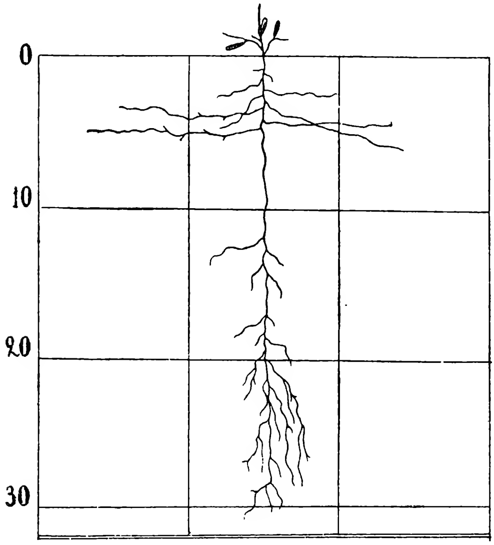


Рис. 8. Корневая система *Polygonum arenarium* W. K. на сыпучем песке (рис. Е. М. Лавренко).

Abb. 8. Das Wurzelsystem von *Polygonum arenarium* W. K. im Flugsand (gez. E. Lavrenko).

Однолетние растения имеют обычно неглубокие корни, используют влагу верхних слоев почвы, сберегающуюся от атмосферных осадков, и обычно отмирают, исчерпав ее запас.

Двухлетники и многолетники, кроме указанных приповерхностных горизонтальных корней, обладают обычно более длинными вертикальными, которые во многих случаях достигают, если не непосредственно грунтовой воды, то, во всяком случае, горизонта ее капиллярного поднятия. Это отмечено у *Euphorbia Gerardiana*, *Artemisia campestris* и многих других, а также у кустарников и деревьев, поселяющихся на песках: *Betula pubescens* Ehrh. *glabra*, *Cytisus borysthenicus* Andrz., *Salix rosmarinifolia* L., S. *acutifolia* L. и др.

Таким образом первым признаком корневой системы псаммофитов является непосредственная зависимость ее от водного режима песков, в связи с чем корневую систему их можно разделить на несколько типов:

а) специализированный, характеризующийся односторонним развитием корней, преимущественно в горизонтальном направлении;

б) универсальный—корни развиваются более или менее равномерно во всех направлениях, используя влагу как приповерхностных слоев почвы, так и грунтовую воду;

с) промежуточный — кроме горизонтальных приповерхностных корней развиты и вертикальные, идущие довольно глубоко, но не доходящие до грунтовой воды или даже до горизонта ее капиллярного поднятия, и использующие влагу атмосферных осадков более глубоких слоев почвы.

У песчаных растений очень распространены различные приспособления, помогающие существованию растений при засыпании последних песком или, наоборот, при обнажении их подземных частей. Благодаря этому тут наблюдаем и многочисленные способы вегетативного размножения корневыми отпрысками, корневищами, ползучими стеблями и т. д. Все эти приспособления имеют большое практическое значение, так как, позволяя растениям существовать в условиях сыпучих или полусыпучих песков, они тем самым закрепляют эти пески.

Рассмотрим здесь некоторые типы псаммофитов, выделенные с точки зрения особенностей их вегетативного размножения:

1. Длинно-корневищные растения (*Carex colchica* J. Gay. и др.) обладают чрезвычайно длинными, в несколько метров, горизонтальными корневищами, дающими многочисленные вертикальные стеблевые побеги. Эти корневища легко выдерживают как обнажения, так и более глубокое засыпание. По мере надувания песка и повышения уровня почвы, корневище также поднимается выше.

2. Растения с вертикальным корневищем. К этому типу принадлежит, например, *Agropyrum dasyanthum* Richt. (рис. 9). У него при засыпании песком из узла стебля, лежащего выше узла кущения, ближе к поверхности почвы, вырастает новый стебель или несколько их. Вместе с тем из этого же узла отходит целый ярус дополнительных корней. Старый стебель отсыхает, а верхняя часть его отклоняется в сторону и также отсыхает. Этот процесс идет все время, в течение которого растение засыпается песком. Таким образом стебель превращается как бы в вертикальное корневище (кроме обычных корневищ) с одним или несколькими побегами на вершине, а все растение, по мере засыпания, отрастает вверх, не повреждается засыпающим его песком, а потому может поселяться на сыпучих песках. Погребенный стебель, при осторожном раскапывании, можно проследить на значительной глубине.

К этому же типу следует отнести и ряд растений, у которых на стеблях, при засыпании последних, образуются новые придаточные корни. Вследствие того, что засыпание происходит не все время, а периодически, придаточные корни часто образуются ярусам. Такие растения, стебли которых превращаются в корневища лишь под влиянием засыпания, можно назвать факультативно-корневищными и по Лавренко (8), вынужденно корневищными. К ним принадлежит ряд травянистых многолетников: *Artemisia campestris* L., *Goniolimon graminifolium* Boiss., *Helichrysum arenarium* Moench., *Euphorbia Gerardiana* Jacq. и мн. др., а из деревьев и кустарников: *Betula pubescens* Ehrh. *glabra*, *Cytisus borysthenicus* Andrz. (рис. 10).

3. Корнеотпрысковые растения, как *Linaria odora* Chav. (рис. 11) и др., при засыпании песком все время образуют новые корневые отпрыски, идущие вверх; на известном расстоянии от поверхности земли от них отходит несколько надземных побегов, а сами отпрыски, уже в форме стержневых корней, также заворачивают вертикально вниз.

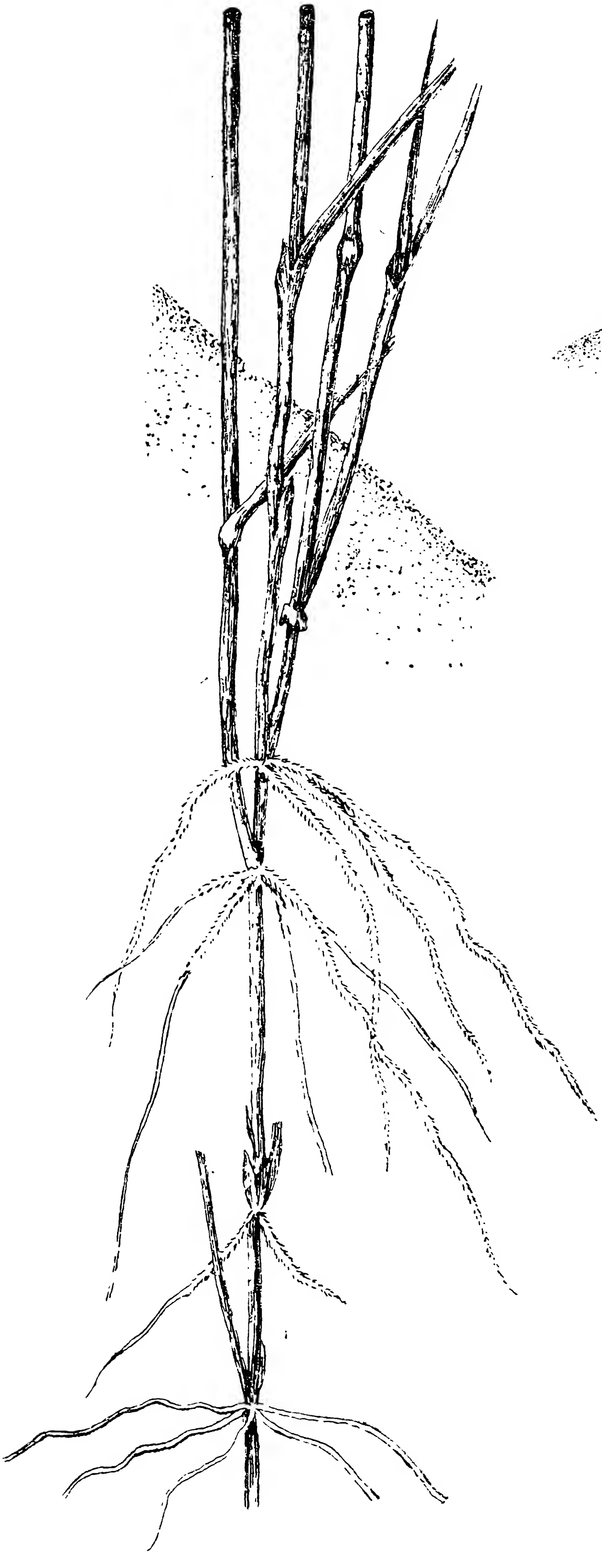


Рис. 9.

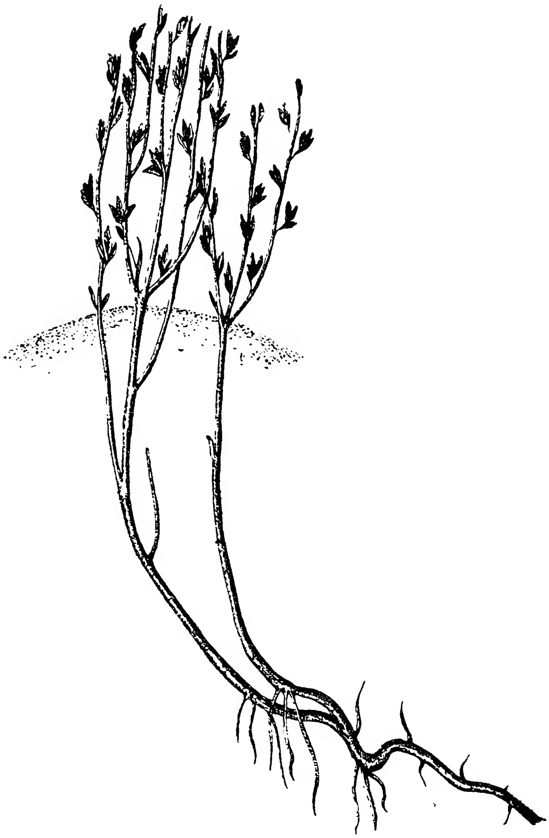


Рис. 10.

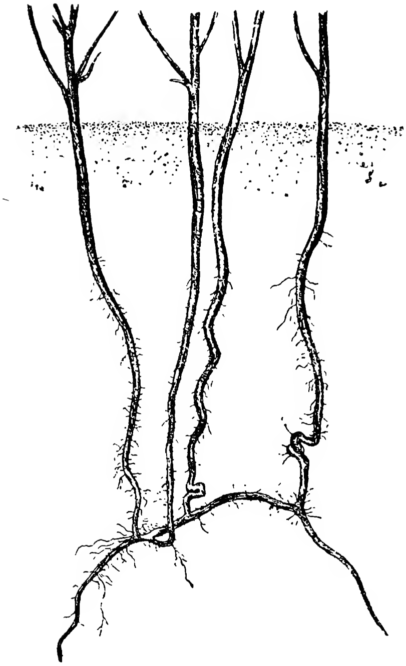


Рис. 11.

Чрезвычайно интересные исследования Н. Базилевской и М. Сусловой (1) на Репетекской песчаной станции в Туркменистане, выводы которых, безусловно, в значительной степени можно перенести и на пески Украины, показали, что:

а) для образования придаточных корней у ряда растений достаточно засыпать песком их стебель при условии обильного увлажнения;

в) для образования побегов на корневых отпрысках псаммофитов необходимо попеременное обнажение и засыпание этих отпрысков песком;

с) появление стеблевой поросли стимулируется обнажением стебля, засыпанного ранее.

Из приведенных материалов ясно, что общий характер подземных органов растений песков характеризуется зависимостью от особенностей водного режима песков, а также от подвижности субстрата.

Выводы

Приведенные в этом очерке немногочисленные материалы позволяют сделать здесь некоторые обобщения (выводы о корневой системе растений в отдельных почвенных типах приведены при характеристике этих типов).[1]

1. На корневую систему в первую очередь накладывает отпечаток своего влияния почвенный тип со специфическими свойствами отдельных горизонтов и т. д.

2. Наибольшая роль принадлежит гумусовому горизонту, в котором, во всех исследованных почвенных типах, расположена главная масса (от 60 до 96%) корней. При этом в черноземных почвах, а особенно в обыкновенных или средних черноземах, где распределение питательных веществ по профилю наиболее равномерно (также как механический состав и физические свойства), масса корней также распределяется более равномерно. То же констатировано и на луговых почвах. Роль гумусового горизонта особенно ясно проявляется на подзолистых почвах в переходном горизонте ЕН. Чем больше в нем гумусовых пятен, тем больший процент корней находим в нем. У некоторых растений на подзолистых почвах, напр., у картофеля (рис. 12), в гумусовом и переходном горизонтах лежит почти вся корневая система.

3. Уплотненность иллювиального горизонта в подзолистых и в солонцовых почвах, безусловно, играет известную роль в распространении корней, но вовсе не так уж препятствует их прониканию; ни в коем случае нельзя согласиться с мнением многих исследователей,

Рис. 9. *Agropyrum dasyanthum* Richt. с вертикальным корневищем на сыпучем песке.
Abb. 9. *Agropyrum dasyanthum* Richt. mit vertikalem Rhizom im Flugsand.

Рис. 10. *Cytisus borysthenicus* Andrz., засыпаемый песком и дающий придаточные корни (факультативно-корневищное растение).
Abb. 10. *Cytisus borysthenicus* Andrz. unter Sand verschüttet und Nebenwurzeln triebend (fakultative Rhizompflanze).

Рис. 11. *Linaria odora* Chav. на сыпучем песке (корнеотпрысковое).
Abb. 11. *Linaria odora* Chav. auf Triebsand (mit Wurzeltrieben).

---

[1] Задачей этого очерка является дать общие черты распределения корневой системы в основных типах почвы. Поэтому мы останавливались на отдельных растениях лишь в той мере, в какой это необходимо было для того, чтобы иллюстрировать указанные общие черты. Потому здесь мы и не помещаем систематического описания корневой системы основных культурных растений, сорняков и т. д. Для такой сводки нет еще и достаточного материала.

в том числе известного ризолога Уивера (Weaver and Clements, 29), о том, что горизонт I почти непроницаем для корней. Основные отрицательные свойства этого горизонта, безусловно, заключаются в ухудшении общего режима почв, а уже во вторую очередь — в непосредственном механическом препятствии.

4. Землерои (мыши, муравьи, черви) играют большую роль в прохождении корней, в значительной степени использующих их ходы, в особенности через уплотненные или бесплодные горизонты. Не меньшее значение имеют и отмершие корни и корневища растений-предшественников, по ходам которых часто целым пучком проходят живые корни. С этой точки зрения, при рассмотрении севооборотов, следовало бы, после подробного изучения этого явления, учитывать и момент „корнесмены“, т. е. подготовки почвы корнями предшественника для использования его корнями преемника.

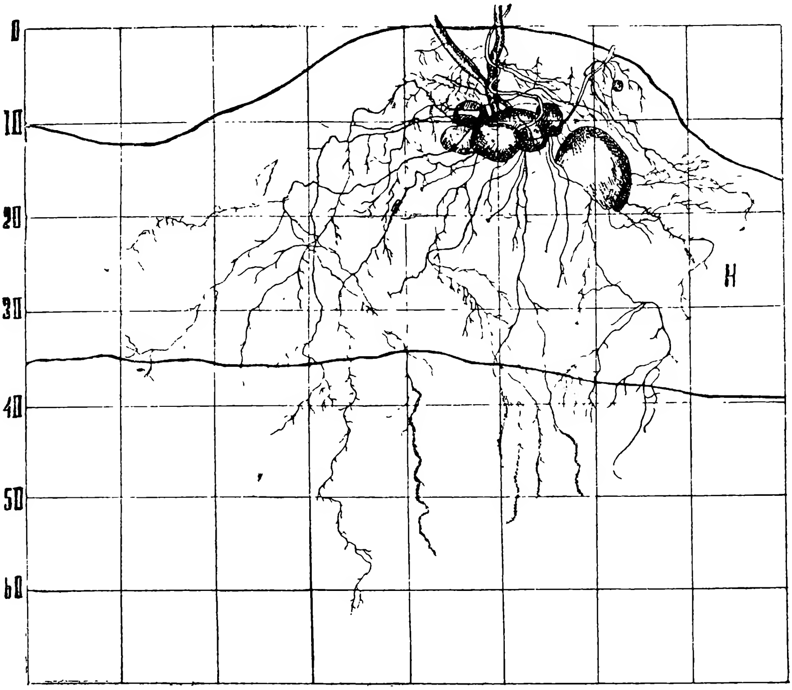


Рис. 12. Корневая система картофеля на средне-оподзоленном супеске.
Abb. 12. Das Wurzelsystem der Kartoffel in mässig podsoliertem Lehmsand.

5. Огромное влияние уровня грунтовых вод на распределение массы корней в почве и на общий характер корневой системы уже достаточно освещен в соответствующих местах текста (стр. 380—386, 392—393, и др.).

6. Индивидуальные свойства отдельных видов растений безусловно накладывают свой отпечаток на характер корневой системы. Это ясно видно хотя бы из сравнения общего вида корневой системы ряда растений в почти одинаковых почвенных условиях.

Указания, встречающиеся в литературе о размерах корневой системы (глубине проникания корней и т. д.) какого-нибудь растения, вне зависимости от почвенных условий, уровня грунтовых вод, климата, глубины вспашки и заделки семян и т. д., как это уже ясно из всего изложенного, едва ли заслуживают полного доверия, так как все эти факторы обусловливают совершенно различный характер распределения корней в почве.

7. Корневая система, как орган, роль которого для растения состоит преимущественно в использовании солевых растворов почвы (механические функции корня также как и другие часто второстепенны) обычно развита значительно сильнее, чем это принято думать. Так, у травянистой культурной растительности на 1 *г* надземной массы приходится большей частью не менее 1 *г* корней и 0,1 *м*² корневой поверхности (не считая корневых волосков, еще увеличивающих эту поверхность в несколько раз). У травянистой естественной растительности (луга, степи) это соотношение еще более благоприятно в сторону подземной части; так, на 1 *г* надземных органов приходится часто от 5 до 10—12 *г* корней и до 1 *м*² корневой поверхности. Поэтому сведения, которые обычно встречаем в литературе о том, что надземная масса значительно превышает подземную, большей частью основаны на несовершенстве методов исследования, во время которого теряется значительная часть корней.

8. Из всего вышеприведенного ясна роль корней в процессе почвообразования. Здесь обратим внимание лишь на ту массу органических веществ, которая остается в почве от корней растений даже в том случае, когда надземная масса растений убирается. При пересчете на большую единицу площади цифр, приведенных в наших таблицах, можно увидеть, что на 1 *га* земли (глубина до 1 *м*) найдено от 2000 до 6000 *кг* (2—6 *т*) корней на полях и до 30 000 *кг* (30 *т*) на участках естественной растительности (лугах, степях и т. д.).[1]

Только учтя эту громадную массу корней, можно полностью оценить мнение, опровергающее единую схему образования солонцов Д. Виленского (2), высказанное в последнее время Францессоном и Галкиным (24), о роли корней в переносе солей из глубоких слоев почвы и об изменении, благодаря этому, направления почвообразовательных процессов. Наконец, интересны цифры суммарной поверхности корней в пересчете на 1 *га*. На эту площадь приходится от 0,2 до 0,6 *км*² корневой поверхности (т. е. 20—60 *га*), а в некоторых случаях даже до 3 *км*² (300 *га*). Таким образом поверхность корней, если даже не учитывать корневых волосков, в большинстве случаев в несколько десятков раз превышает поверхность почвы, занимаемую данной растительностью, а отсюда уже совершенно ясна роль растительности в водном и питательном режиме почвы.

Литература

1. Базилевская Н. А. и Суслова М. И. Изучение морфологии и биологии псаммофитов, в связи с выбором наиболее пригодных видов для закрепления песков. Труд. по прикл ботан., генет. и селекц. Серия, I №1. Лнгр. 1935. — 2. Виленский Д. Г. Засоленные почвы, их происхождение и использование. — 3. Вильямс В. Р. Почвоведение. Т. I. Москва 1925. — 4. Калмыкова А. А. Отчет Мархлевского полустационарного геоботанического пункта по исследованию корневой системы (рукопись, сохраняющаяся во Всеукр. Н И Институте Агропочвоведения и Химизации с. х.). — 5. Качинский Н. А. Корневая система растений в почвах подзолистого типа. Москва. 1925 г. — 6. Кожухов Б. С. Некоторые типы корневых систем растений степных участков ЦЧО. Юбилейный сборник „25 лет деятельности акад. Б. А. Келлера". Воронеж 1931. — 7. Лавренко Е. Нарис рослинності України. Збірник „Грунти України" Г. Г. Махова. Харків. 1930. — 8. Лавренко Е. М. и Извекова В. Т. Растительность Нижне-Днепровских песков (рукопись, принадлежащая Всесоюзному Н/И Инсти-

---

[1] Следует учитывать, что на полях подземная масса принадлежит, главным образом, однолетникам и ежегодно отмирает, а на естественных угодьях — многолетникам и ежегодно лишь отчасти идет на образование органических веществ почвы.

туту Агролесомелиорации. Харьков). — 9. Махов. Г. Г. Грунти України. Харків. 1930. — 10. Окснер А. и Сребродольский И. Отчет бригадировского полустационарного геоботанического пункта по исследованию корневой системы (рукопись, сохраняющаяся во Всеукр. Н И Институте Агропочвоведения и Химизации с. х. — 11. Пачоский И. К. Описание растительности Херсонской губернии. II. Степи. Херсон. 1917. — 12. Его же. Основы фитосоциологии. Херсон. 1921. — 13. Его же. По пескам Днепровского уезда. Изв. Гос. Запов. Аскания Нова. Вып. 2. Херсон 1922; вып. III. Херсон 1923. — 14. Петров М. Н. Корневые системы растений песчаной пустыни Кара-Кумы, их распределение и взаимоотношения в связи с экологическими условиями. Тр. по прик. бот., генет. и селекц. Серия 1, № 1. Лнгр. 1933. — 15. Погребняк П. С. Коренева система лісу і грунтові горизонти. Тр. з лісової досл. справи. Вып. VIII. Харків. 1927. — 16. Ротмистров В. Г. Корневая система у однолетних культурных растений. Журн. Оп. Агрон. 1907 и 1908 гг.; то же отдельным изданием. 1909.; то же на укр. яз. 1926. — 17. Ротмистров В. Г. Сущность засухи по данным Одесского опытного поля. Изд. 2. Одесса. 1913. — 18. Соколовский О Н. До питания про раціональну номенклатуру генетичних поземів в грунтах. Тр. Н/Д Катедри Грунтознавства Т. I. Харків. 1930. — 19. Его же. Грунтознавство (наука про грунти). Харків. 1933. — 20. Соколовский Ю. К. К вопросу о корневой системе некоторых культурных растений. „Хуторянин“. 1898. № 38 21. Его же. К вопросу о характере и глубине распространения корневой системы некоторых культурных растений. Дневн. X Съезда русских естествоиспытателей и врач. в Киеве. № 10. Киев. 1898. — 22. Его же. По вопросу о корневой системе некоторых культурных растений. Тр. Полт. С. Х. Оп Станц. 1913. № 19. — 23. Танфильев Г. И. Ботанико-географические исследования в степной полосе. Тр. экспед., снаряж. Лесн. Департ. под руководством проф. Докучаева. Т. II. СПБ. 1898. — 24. Францессон В. А. и Галкин И. Г. Новые данные о солонцовом процессе почвообразования. Химизация соц. земледелия, 1932. № 5. Москва. 1932. — 25. Шалыт М. С. Рослинність радгоспу „Перемога Революції“ на Дніпрі (кол. Херьсонської окр.). Рукопись — 26. Его же. Отчет об исследовании корневой системы растительности Укр. Н И Ин-том Агропочвоведения и Химизации с. х. в 1932 г. (рукопись, сохраняющаяся в означенном Ин-те). — 27. Его же. Исследование корневой системы растений в почвах южной степи. (рукопись). — 28. Шмидт В. Природне та штучне поновлення в лісах Українського Правобережного Полісся. Труды з ліс. досл. справи на Україні. В. VIII. Харків. 1927. — 29. Weaver I. and Clements Fr. Plant ecology. New-York. 1929.

M. S. SCHALYT und A. A. KALMYKOVA

Das Wurzelsystem der Pflanzen in den Hauptbodentypen der Ukraine

Zusammenfassung

In vorliegender Arbeit berichten die Verfasser über die Ergebnisse ihrer, in verschiedenen Zonen der Ukraine ausgeführten Untersuchungen des Wurzelsystems und geben eine Übersicht der einschlägigen Literatur. Diese Untersuchungen wurden sowohl nach der von den Verfassern modifizierten Methode **Katschinski's** ausgeführt (Bestimmung der Masse und Oberfläche der in einer Probefläche von 1 m^2 Ausdehnung der betreffenden Assoziation enthaltenen Wurzeln, indem dieselben verschiedenen genetischen Bodenhorizonten durch Aushebung und Fortspülen horizontaler Monolithe entnommen wurden), als auch mittels Ausgrabens und Abzeichnens der Wurzeln in den Grubenwänden.

Tschernosem

A. Tschernosem des Südens (in Ascania Nova). Die Verteilung der Wurzelmasse nach den Bodenhorizonten in den Grundassoziationen — Ass. *Festuca sulcata* Hack. + *Stipae* und Ass. *Festuca sulcata* Hack. + *Pyrethrum millefoliatum* Willd. — ist auf Tab. 1 und 2 und Diagramm 1,2 (Abb. 1) dargestellt, aus welchen zu ersehen, dass in den oberen zwei dritteln des Humushorizonts (bis zu 37 *cm*) sich 80—81% der ganzen Wurzelmasse befinden und dass die Hauptmasse der Wurzeln

sich im Humushorizont von 50 *cm* Mächtigkeit verbreitet. Auch in einer Tiefe von 2 *m* wird eine bedeutende Menge von Wurzeln angetroffen. Die Oberfläche des Wurzelsystems ist recht ansehnlich, indem dieselbe bis zu 225 m^2 und mehr auf eine Bodenfläche von 1 m^2 Ausdehnung und bis zu 1 *m* Tiefe beträgt, wobei auf den Humushorizont bis zu 213 m^2, d. h. gegen 95% entfallen. Das Verhältnis zwischen der ober- und unterirdischen Masse ist folgendes: auf 1 *gr.* oberirdischer Masse kommen 8—14 *gr.* Wurzeln und 0,5—1,0 m^2 ihrer Oberfläche.

Die Erforschung der individuellen Wurzelsysteme hat den Gedanken von Paczoski bestätigt, dass es drei Typen von Steppenpflanzen gibt: mehrjährige Gramineen (*Festuca*, *Stipa*, *Koeleria*) mit tiefen Wurzeln und ausserdem einem Netz dünner Wurzeln, nahe der Oberfläche, welche die geringsten Niederschläge, wie Tau und drgl., ausnutzen; tiefwurzelnde mehrjährige dikotyledone Pflanzen und Ephemeren mit kurzen Wurzeln.

Das Wurzelsystem der Kultur-Gramineen, Roggen und Weizen, ist ziemlich schwach entwickelt und geringer, als bei der wildwachsenden; bei der Luzerne ist es jedoch ansehnlicher und nähert sich im Charakter der Wurzelverbreitung der Steppenvegetation.

B. Gewöhnlicher Tschernosem. Das Wurzelsystem verbreitet sich hauptsächlich im Humushorizont von gegen 65 *cm* Mächtigkeit, wonach häufig eine jähe Abnahme der Wurzelmenge beobachtet wird. Sehr charakteristisch für die wildwachsende Vegetation ist das in der oberen 6—7 *cm* mächtigen Bodenschicht ungemein verzweigte Netz dünner kleiner, einen dichten Filz bildender und geringe Niederschläge auffangender Wurzeln.

C. Mächtiger Tschernosem. Hier findet man ebenfalls in der Schicht nahe der Oberfläche eine 4 *cm* dicke Filzbildung aus dünnen Wurzeln. Die Wurzelsysteme der Pflanzen beschränken sich meistenteils auf den Humushorizont (bis zu 1 *m*) und reichen nicht weiter in die Tiefe.

D. Degradierter Tschernosem und Walböden der Waldsteppe.

In Böden mit noch nicht scharf ausgeprägten Horizonten ist die Verteilung der Wurzelmasse fast die gleiche, wie im gewöhnlichen Tschernosem. Die Hauptmasse befindet sich im obersten Teile des Humushorizontes.

Podsol-Böden

A. Die Waldvegetation ist von P. Pogrebniak, P. Schmidt, N. Katschinski und anderen erforscht worden.

a. Im trocknen Kiefernwald, auf verborgen podsoligem Boden liegt die Hauptwurzelmasse (Tab. u. Diagr. 8, Abb. 1) im Humushorizont bis zu 15 *cm* Tiefe, wobei ihr Maximum nicht der oberen trocknenden sondern der unteren Schicht angehört.

b. In schwach podsolierten leichten Böden (Tab. u. Diagr. 9, Abb. 1) wird ausser dem Maximum an Wurzeln im Humushorizont ein zweites im Illuvialhorizont und ein drittes im Urgestein beobachtet, was mit der Verschiedenheit in der Verteilung der Nährstoffe und der Feuchtigkeit in Zusammenhang steht.

c. In stark podsolierten schweren Böden (Tab. u. Diagr. 10, Abb. 1) verteilt sich die Hauptwurzelmasse (96%) im Humus-und Eluvialhorizont; der hier sehr kompakte Illuvialhorizont hingegen enthält wenig Wurzeln.

d. In den Gleypodsolböden nasser Wälder mit nahe an die Oberfläche heranreichendem Stand des Grundwassers (Tab. u. Diagr. 11, Abb. 4) ist

---

[1] Die Bezeichnungen der Horizonte sind nach Akad. A. Sokolowski: H = Humus-Horizont; E = Elluvial-H.; I = Illuvial-H.; P = Urgestein; K = Karbonate Gl = Glei; T = Torf.

die ganze Wurzelmasse in einer Schicht von 45—46 *cm* zusammengedrängt und noch tiefer fehlt sie gänzlich. Darum werden hier die Bäume am leichtesten durch den Sturm entwurzelt.

e. Die Hauptmasse der Wurzeln befindet sich bei allen erforschten Böden und Waldtypen im Humushorizont. Der Eluvialhorizont wird bedeutend weniger ausgenutzt.

B. Die Feldvegetation. Die Hauptwurzelmasse befindet sich im Humushorizont und im Übergang zum Eluvialhorizont (Tab. u. Diagr. 12, Abb. 4). Im Eluvial- und auch im Illuvialhorizont hingegen ist die Menge der Wurzeln sehr gering.

Eine sehr grosse Rolle spielt der Grundwasserstand (Tab. u. Diagr. 13a u. 13b, Abb. 4; Fig. 6 und 7), der das Wurzelsystem stark beeinträchtigt.

Wiesenböden

Die Art der Verteilung der Wurzeln der natürlichen Vegetation in den Wiesenböden hängt sowohl von der Verschiedenheit der Böden, als auch vom Grundwasserstand ab. So liegt bei hohem Grundwasserstand in Rasen-Podsolböden mit stark differenzierten Bodenhorizonten mehr als 96% der ganzen Wurzelmasse im Humushorizont, tiefer aber lässt sich eine jähe Abnahme ihrer Menge beobachten (Tab. u. Diagr. 14, Abb. 4). In Wiesen-Karbonatböden mit tiefem Grundwasserstand und mächtigem Humushorizont, der allmählich in das Urgestein übergeht, verteilt sich die Wurzelmasse im Boden gleichmässiger, ihre Abnahme gegen die Tiefe ist allmählicher und erinnert an den Tschernosem (Tab. u. Diagr. 15, Abb. 4). Im Torfmoorboden verteilt sich die Hauptwurzelmasse, — 75% (Tab. u. Diagr. 16, Abb. 4) in der Torfschicht, dank deren äusserst günstigen Eigenschaften, und in dem tiefergelegenen Humushorizont finden wir bloss 11—12% der Wurzelmasse.

Das Verhältnis der unter- und oberirdischen Masse ist folgendes: auf 1 gr. der oberirdischen Masse kommen 2,0—2,1 gr. Wurzeln und 0,2 m^2 ihrer Oberfläche im Rasen-Podsolboden, bis zu 7,0 gr und 0,7 m^2 — im Wiesenboden und 7,6—9,4 gr. und 0,8 m^2 im Torfmoorboden.

Bei der Erforschung von individuellen Wurzelsystemen fällt die Eigentümlichkeit von *Nardus stricta* L. auf, der eine kolossale Menge dicker Wurzeln in der der Oberfläche nahen Bodenschicht entwickelt und auch zahlreiche dickere Wurzeln durch den Eluvial- und den Illuvialhorizont oft bis in das Urgestein sendet, wo dieselben in bedeutender Tiefe zuweilen im Wasser enden. Darum kann *Nardus stricta* ärmere Böden mit unbeständigem und hohem Grundwasserstand in Besitz nehmen.

Salzböden

Für Salzböden ist ein äusserst kompakter durch ungünstige physikalische Eigenschaften ausgezeichneter Illuvialhorizont charakteristisch. Die Untersuchung der Ass. *Kochia prostrata* Schrad. ergab, dass die Hauptwurzelmasse im obersten Eluvialhorizont liegt (Tab. u. Diagr. 17, Abb. 4). Das zweite Maximun wurde oft im Urgestein unter dem Illuvialhorizont beobachtet. Die Wurzeln von *Kochia prostrata* Schrad. verzweigen sich sowohl oberhalb wie unterhalb des Illuvialhorizonts. Sie durchdringen denselben hauptsächlich senkrecht längs den Rissen zwischen den Säulen, indem sie die Gänge der alten Wurzeln ausnutzen. Bei den rasenbildenden Gramineen, wie *Festuca sulcata* Hack., ist das Wurzelsystem schwächer, als im Tschernosem entwickelt, ebenso auch wie der oberirdische Teil derselben.

„Soloti”

„Soloti“ (nach Gedroiz) sind podsolartige, oberhalb weissliche, entlaugte und viele Meter tief vergleite Böden der Steppensenkungen. Der obere Teil des Eluvialhorizonts ist reicher an Humus. Deshalb lassen sich zwei Maxima in der Verteilung der Wurzelmasse (Taf. u. Diagr. 18, Abb. 4) der natürlichen Vegetation (*Agropyrum repens* P. B. *pseudocaesium* Pacz. und *Alopecurus pratensis* L.) feststellen: im Teil des Eluvialhorizont in der Nähe der Oberfläche und unter der Eluvialschicht.

Sande

Das Wurzelsystem der Psammophyten kann je einem der folgenden Typen angehören:

a) dem spezialisierten, kenntlich an der einseitigen Entwicklung der Wurzeln, meist in horizontaler Richtung, b) dem universalen, bei dem die Wurzeln sich meist gleichmässig in allen Richtungen verbreiten und das Grundwasser ausnutzen, c) dem Übergangstypus, der ausser horizontalen Wurzeln auch vertikale ausweist, die aber nicht bis zum Grundwasser reichen.

Sehr charakteristisch sind einige Eigentümlichkeiten der Psammophyten, die ihnen bei Verschüttung durch Sand das Dasein ermöglichen: lange horizontale Rhizome (*Agropyrum dasyanthum* Richt. — Fig. 9), die Bildung von Nebenwurzeln (*Cytisus borysthenicus* Andrz. Fig. 10 u. a.), und von Wurzelsprossen (*Linaria odora* Chav. — Fig. 11 u. a.).

Schlussfolgerungen

1. Dem Wurzelsystem drückt vor allen Dingen der Bodentypus mit allen spezifischen Eigenschaften der einzelnen Horizonte seinen Stempel auf.
2. Die grösste Rolle spielt in allen Bodentypen der Humushorizont. In Tschernosem- und Wiesenböden, wo die Nährstoffverteilung in den Horizonten am gleichmässigsten ist, verteilt sich die Wurzelmasse ebenfalls gleichmässiger.
3. Die Dichtigkeit und andere ungünstige Eigenschaften des Illuvialhorizonts der Podsol- und der Salzböden, die eine bedeutende Rolle in der Wurzelverteilung spielen, sind durchaus nicht in dem Masse dem Eindringen in die Tiefe hinderlich, wie Weaver meint, der den Illuvialhorizont für die Wurzeln für fast undurchdringbar hält.
4. Die Erdwühler (Mäuse, Insekten, Würmer) sind von grosser Bedeutung, denn sie erleichtern das Vordringen der Wurzeln in den sterilen oder verdichteten Horizonten. Die gleiche Rolle spielen die alten Wurzelgänge.
5. Der Grundwasserstand spielt eine ausserordentlich grosse Rolle, indem er die Verbreitung der Wurzelmasse im Boden und ihr Vordringen in der Tiefe beeinflusst.
6. Die individuellen Eigenschaften einzelner Pflanzen drücken ohne Zweifel dem Charakter des Wurzelsystems ihren Stempel auf. Die in der Literatur anzutreffenden allgemeinen Hinweise auf die Mächtigkeit der Wurzeln einer Pflanze, ohne Berücksichtigung der Bodenverhältnisse u. s. w. verdienen jedoch nicht ernstlicher Beachtung.
7. Bei der natürlichen Vegetation übertrifft die oberirdische Masse die unterirdische meist um das mehrfache.
8. Die Rolle der Wurzeln ist im Prozess der Bodenbildung sehr bedeutend, da unseren Forschungen gemäss auf ein Ha Erde (bis zur Tiefe

von 1 *m*) 2—6 Tonnen Wurzeln in Feldern und bis zu 30 Tonnen in Wiesen und Steppen gefunden werden. Diese Masse bildet eine reiche Quelle organischer und organisch-mineralischer Stoffe; besonders bedeutend in dieses für Solonetzböden, wo die durch die Wurzeln stattfindende Beförderung des Natriums aus den tiefen in die oberen Bodenschichten den Prozess der Solonetzbildung begünstigt. Eine nicht geringere Rolle spielen die Wurzeln auch im Wassernaushalt des Bodens, da auf ein Ha Erde (bis zu einer Tiefe von 1 *m*) 20—60 Ha (und in einigen Fällen bis zu 300 Ha) Wurzeloberfläche kommt (ungerechnet die Wurzelhaare).

ТОМ 20 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1935 № 4
TOME 20 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1935 № 4

А. А. КАЛМЫКОВА

Об облигатно-корневищных и факультативно-корневищных растениях.

С 1 рисунком

(Получено 24/IV 1935)

Из различных органов, служащих для вегетативного размножения, пожалуй, более всего распространены корневища. Для ряда многолетних дикорастущих видов и сорняков наличие корневищ является постоянным признаком. В то же время принято считать не менее очевидным и постоянным признаком отсутствие корневищ у однолетников.

Такое резкое разделение всех растений на обладающие корневищами (корневищные) и лишенные таковых и отнесение к последней группе всех однолетников между тем оказывается не вполне точным. Корневище, представляющее, как известно, модификацию стебля, иногда появляется под влиянием внешних условий и у растений, которые мы привыкли считать бескорневищными.

Подобное явление мне удалось обнаружить при исследовании корневой системы растений осенью 1932 г. в Мархлевском районе Киевской области, в Правобережном Украинском Полесье.

Во время копки почвенной ямы (почва — средне-оподзоленная супесь) землей было присыпано несколько экземпляров *Panicum lineare* Krock. Нижние части кустов этого злака, под влиянием присыпки, оказались этиолированными. Вместе с тем появились короткие корневища, 3—5 *см* длины, идущие горизонтально в самом верхнем слое почвы на глубине 3—4 *мм.* На концах последних развились молодые, относительно небольшие дочерние кусты (рис. 1). Экземпляров *Panicum lineare* Krock с корневищами было отмечено 5 среди массы нормальных экземпляров.

Почти одновременно в том же Мархлевском районе Киевской области было обнаружено образование корневищ у *Apera spica venti* P. B. при нескольких других условиях.

На ржаном жнивье в первых числах октября появились молодые метелки *Apera spica venti* P. B. Более внимательное изучение молодых экземпляров показало, что некоторые из последних были соединены со старыми засохшими кустами при помощи укороченных корневищ. Эти корневища идут горизонтально по поверхности земли, являясь следовательно ползучими стеблями, либо на глубине 1—2 *мм,* т. е. в самом верхнем слое почвы. Длина корневищ не превышала 3—5 *см.*

Таким образом, в отличие от облигатно-корневищных растений, исключительно многолетних, постоянно (в нормальных условиях) образующих корневище, у некоторых растений корневища развиваются лишь в виде исключения. Подобные растения мы можем назвать факультативно-корневищными.

Особого внимания заслуживает то, что корневища появляются у однолетников. Это идет до известной степени вразрез с нашими понятиями о том, что корневище — не только орган вегетативного размножения, но и характерная особенность многих геофитов, позволяющая им существовать в течение нескольких лет, перезимовывая в почве.

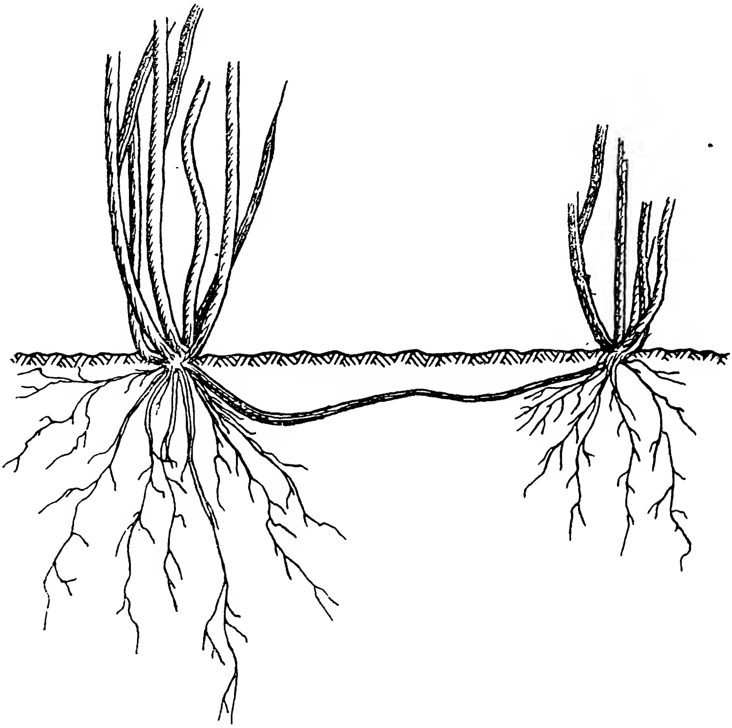


Рис. 1. *Panicum lineare* Krock. с корневищем. Увел. в 2,5 раза.
Abb. 1. *Panicum lineare* Krock. with rhizome. 2,5 : 1.

Повидимому причины возникновения корневищ у растений рассматриваемого типа могут быть различны. С одной стороны, как мы видели у *Panicum lineare* Krock., этому способствовало присыпание почвой нижней части кустов. С другой стороны, у *Apera spica venti* P. B. вытаптывание и присыпание старых кустов роли не играло, так как корневища появились на нетронутом жнивье.

Возможно, что в этом случае образование корневищ было вызвано переизбытком влаги в почве, наблюдавшемся осенью 1932 г. Приведенные соображения говорят о необходимости экспериментальной проверки этого явления, так как возможно, что оно более широко распространено, чем принято думать и, при соответствующих обстоятельствах, может обусловить более сильное засорение наших полей.

A. A. KALMYKOVA

On plants with obligatory and facultative rhizomes

Summary

In the autumn of 1932 the author discovered in some annual weeds growing in the fields in the Kiev region the formation of rhizomes.

In *Panicum lineare* Krock. the rhizomes appeared to have arisen in consequence of the fact that the plants were partly buried under a thin layer of earth and in *Apera spica venti* P. B. without such a burying, owing to the presence of a considerable amount of moisture in the soil.

The author suggests that the plants producing rhizomes should be divided into two groups, those in which the formation of rhizomes is obligatory and those in which it is facultative, the two described cases belonging to the second type.

ТОМ 20 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1935 № 4
TOME 20 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1935 № 4

А. П. ШЕННИКОВ

О монографическом изучении таксономических единиц растительности

(Получено 23 IV 1935)

Этим маленьким сообщением имеется в виду привлечь внимание геоботаников к очередной большой задаче, выдвигаемой потребностями освоения растительности и развитием фитоценологии.

В советской геоботанике наблюдается сейчас определенный поворот к более углубленному изучению растительности. Еще недавно, когда плановое хозяйство потребовало в первую очередь учета различных земельных угодий и их растительных ресурсов, геоботанические исследования развернулись очень широко именно в направлении типологического учета, инвентаризации типов угодий и их запасов: лесных, луговых, торфяных и проч. Важно было шире и скорее охватить этим учетом весь Союз. Естественно, что массовые геоботанические исследования приняли, главным образом, характер экстенсивных экспедиционных исследований. В общем, они удовлетворяли и продолжают удовлетворять задачам организации территорий, они также весьма увеличили сумму сведений о растительности СССР и обеспечили успехи геоботанической картографии и районирования страны.

Но вот теперь, когда учет в основном близок к концу, когда на первое место в большинстве районов выдвигаются вопросы рационального освоения имеющихся ресурсов, их изменения в желательном направлении, повышения производительности наших лесов, лугов, полей и пр., — народное хозяйство стало предъявлять к геоботанике повышенные требования. Экстенсивные методы геоботанических исследований перестают удовлетворять и широкие круги самих исследователей, и заказчиков — хозяйственные учреждения и организации. Остро почувствовалась недостаточность одних этих методов; рост хозяйственных задач вызвал потребность в соответствующем изменении содержания и методики геоботанических исследований. Поэтому и наблюдается теперь явный поворот к стационарным методам работы, в том числе и к эспериментальным, как обеспечивающим более интенсивное, более углубленное изучение динамики растительности, столь необходимое именно теперь, когда плановое социалистическое хозяйство, переделывающее растительность сообразно своим потребностям, должно при этом учитывать природные закономерности динамики растительного покрова.

Но углубление геоботанических исследований не может ограничиться развитием только полевой стационарной методики. Стационарное изучение фитоценозов и очень ответственные практические выводы, которые оно будет давать, поставят и перед геоботаниками, и перед хозяйственниками вопрос о природных границах районов приложения этих выводов. Понятно, что в ответах на этот вопрос решающее значение будут иметь наши представления о таксономических единицах растительности. Выводы, полученные для данного фитоценоза, бывшего объектом исследования, безоговорочно применимы к другим фитоценозам, очевидно, лишь той же самой ассоциации и в пределах ареала именно этой ассоциации. К сходным ассоциациям применимы сходные же и выводы в пределах ареала этой группы ассоциаций. От того, как мы будем трактовать ассоциации, группы ассоциаций, формации и другие таксономические единицы, от объема этих понятий фитоценологической систематики будет зависеть и определение ареала применения хозяйственно-важных выводов исследования.

Известно однако, как плохо обстоит дело на фронте фитоценологической систематики: нет согласованности в объеме ассоциаций, еще менее — в трактовке высших таксономических единиц. Существует хаос из тысяч описанных группировок, не приведенный в систему. Нередко одна и та же ассоциация в разных районах описывается под разными названиями, нередко и наоборот — под одним названием фигурируют разные ассоциации. Неудивительно, что при таких условиях до сих пор неизвестны ареалы ассоциаций, и даже ареалы групп ассоциаций и формаций. Как же говорить об ареалах применения практических выводов из их исследования?

Выход из этого положения может быть найден лишь при широком охвате изучаемых форм растительности, в детальном сравнительном изучении их признаков и их обусловленности в широком географическом разрезе. Это дается монографическим изучением ассоциаций или других таксономических единиц, характеризуемых определенными признаками, изучением их на всем протяжении ареала распространения. Монографический метод давно испытан в систематике и географии растений. Известно, что монографии видов, родов, семейств флоры дают чрезвычайно много для уяснения систематического значения морфологических и иных признаков, их сочетаний, их изменений и закономерностей размещения. Не меньшего можно ожидать и от аналогичных исследований систематических единиц растительности.

В Западной Европе начинают появляться первые попытки подхода к такой работе. Вспомним Curvuleta Рюбеля и недавний сборник характеристик буковых лесов Европы, Крыма и Кавказа, который однако еще не может быть назван монографией.

В СССР не было еще и таких попыток. Первые опыты этого рода делаются мною теперь. Уже более 10 лет я, между делом, собираю описательные материалы по белоусникам (Nardeta), имея в виду рассмотреть этот класс ассоциаций на всем протяжении его ареала. В этом году мною, при помощи студентки-дипломантки Ленинградского Университета К. А. Наумовой, производится первая попытка монографического же исследования лисохвостных ассоциаций из *Alopecurus pratensis* по литературным и неопубликованным материалам.

Работа еще не закончена, но уже выясняются некоторые, отчасти неожиданные, закономерности. Напр., монодоминантные ассоциации *Alopecurus pratensis* оказываются приуроченными к лесостепи Европейской части СССР, хотя, как известно, ареал *Alopecurus pratensis*, как вида, очень велик; довольно широк и ареал ассоциаций, в которых *Alopecurus pratensis* является содоминантом. Выясняются географические замещающие ассоциации. Поучительны географические и топографические закономерности строения лисохвостных ассоциаций и пр.

Следующий краткий план этого исследования дает представление о круге вопросов, в той или иной мере разрешаемых подобными работами:

1. Ареал *Alopecurus pratensis*, его отношение к ареалам других видов и распределение его внутри ареала.
2. Ареал лисохвостных лугов и его отношение к ареалам Alopecureta ventricosa, Al. alpina и пр.
3. Место Alopecureta pratensis среди других классов ассоциаций в географических и экологических рядах.
4. Описание ассоциаций, входящих в класс лисохвостных лугов (Alopecureta pratensis). В характеристику ассоциаций включается: флористический состав, эколого-морфологический анализ состава и строения, синузиальный анализ, выявление константов, характеристика простоты, сложности, пестроты, гомогенности и других признаков сложения и структуры, происхождение и обусловленность (климатогенность, эдафогенность, антропогенность), сезонные явления и динамика (место в рядах смен), положение в экологических рядах ассоциаций, изменения ассоциации в местах контакта с другими, варианты и другие подразделения ассоциации.
5. Эколого-географическая система ассоциаций из класса Alopecureta pratensis.
6. Синузиальный и диффузный контакт Alopecureta pratensis с другими ассоциациями.
7. Хозяйственная характеристика и хозяйственные типы лисохвостных лугов.

Не трудно убедиться, что в таком обзоре Alopecureta pratensis придется на конкретном материале проработать все основные теоретические установки современной фитоценологии. Несомненно, что результаты этой проработки могут быть обобщены и использованы для дальнейшего развития теории фитоценологии, для уточнения основных понятий, для выяснения принципов классификации и для выяснения закономерностей группирования растений в ценозы. Для широкой практики геоботанических исследований монографическая проработка накопленных материалов по любой группе ассоциаций даст определенные критерии и эталоны для сравнения и оценки всех вновь описываемых ассоциаций этой и близких групп, что будет способствовать замене хаотического накопления сырых материалов планомерным изучением их и определением места их в эколого-географических системах.

Несколько слов о материале для монографической обработки. Какое значение для флористических монографий имеют гербарные материалы, такое же значение для фитоценологических монографий имеют описания фитоценозов. Как и при обработке систематических групп растений, на результатах обработки фитоценологических материалов будут отражаться качество описаний фитоценозов, их количество и равномерность характеристики ими всей области распространения. Как плохие, неполные гербарные экземпляры, недостаточно точно этикетированные и пр. неполноценны для флористических исследований, так и описания фитоценозов, не удовлетворяющие определенному минимуму требований — неполноценны для монографий растительности. Так же как в систематике и географии растений необходимо дополнять гербарные документы наблюдений в природе непосредственными наблюдениями в природной и в экспериментальной обстановке, так и в систематике и в географии фитоценозов, монографически изучаемых, необходимо дополнять описания их новыми наблюдениями и новыми описаниями, и не только природных, но и искусственно создаваемых группировок, что будет возможно при развитии стационарных фитоценологических исследований.

Пока экспериментальная фитоценология не развита, надо использовать все имеющиеся описания и так организовать накопление новых, чтобы изучаемые единицы растительности были представлены в них равномерно со всего ареала.

Для развития систематической монографической обработки растительности необходимы хранилища для описаний фитоценозов, совершенно анологичные нашим центральным гербариям. В них должны сохраняться описания фитоценозов, которые во множестве производятся при геоботанических исследованиях, но большею частью не входят в текст публикуемых результатов этих исследований, даже не используются полностью и очень часто утрачиваются, между тем как они представляют драгоценные документы для монографа растительности. Здесь же должны быть сосредоточены и все опубликованные описания фитоценозов, их сводные списки, диагнозы и характеристики ассоциаций и пр. Накопление и сохранение основных для монографа материалов позволит ему делать здесь практический пересмотр итогов работы своих предшественников. Устроить такое хранилище описаний фитоценозов наиболее целесообразно при Академии Наук СССР, именно при Геоботаническом отделе ее Ботанического института.

Необходимо также ввести в употребление между геоботаниками и геоботаническими учреждениями, которые будут вести монографическую обработку ассоциаций и формаций растительности, текущий обмен описательными материалами по интересующим ассоциациям, подобно тому как в практике составления флористических монографий принято временно сосредоточивать в руках монографа гербарии разных лиц и учреждений.

В заключение просьба ко всем геоботаникам, имеющим неопубликованные описания (полные) Nardeta и Alopecureta представить мне на короткий срок копии или оригиналы их для использования при монографической обработке.

A. P. SCHENNIKOV

Über das monographische Studium der taxonomischen Vegetationseinheiten

Zusammenfassung

Verfasser weist auf die Notwendigkeit hin beim Studium der Pflanzengesellschaften und deren Gruppen die Methoden der monographischen Forschung anzuwenden analog dem, wie dieses beim Studium der Arten, Gattungen u. a. systematischen Einheiten der Flora geschieht. Der Plan eines solchen Studiums von Alopecureta pratensis wird vorgelegt. Im Zusammenhang mit der gestellten Aufgabe wird auf die Notwendigkeit hingewiesen an den botanischen Anstalten einen Aufbewahrungsort für diejenigen Aufnahmen konkreter Phytocoenosen zu organisieren, welche häufig in die zur Veröffentlichung gelangenden Ergebnisse geobotanischer Expeditionen nicht miteingeschlossen werden. Solche Aufbewahrungsorte sind für Arbeiten über die Taxonomie und Geographie der Vegetation

annähernd von der gleichen Bedeutung wie Zentralherbarien für Arbeiten über Systematik und Geographie der Pflanzen.

Verfasser hat mit der monographischen Bearbeitung von Nardeta und Alopecureta begonnen und wendet sich an alle Besitzer bis jetzt unveröffentlicht gebliebener Aufnahmen konkreter Phytocoenosen, in deren Artenlisten sich *Nardus stricta*, *Alopecurus pratensis*, *Al. ventricosus* und andere mehrjährige *Alopecurus*-Arten befinden, mit der Bitte ihm dieselben in Abschrift oder Original zur Ausnutzung zur Verfügung stellen zu wollen.

ТОМ 20 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1935 № 4
TOME 20 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1935 № 4

И. ЗНАМЕНСКИЙ

Влияние ультрафиолетовых лучей на высшие растения

С 2 рисунками

Вопрос о влиянии ультрафиолетовых лучей на животные и растительные организмы довольно широко разработан в литературе.

В то время как старые исследователи изучали влияние света в целом, Штребелю (Strebel) первому удалось показать, что ультрафиолетовая часть спектра имеет особенно сильное бактерицидное влияние. Финзен (Finsen) при своих блестящих опытах употреблял аппарат с линзой из горного хрусталя, хорошо проницаемой для всех коротковолновых лучей. В качестве источника света он пользовался дуговой лампой, которая сравнительно богата ультрафиолетовыми лучами, и ему удалось констатировать различие в бактерицидном влиянии между кварцевой и стеклянной линзой. Это различие он относит целиком на счет ультрафиолетовых лучей.

Позднее многие исследователи занимались вопросом смертельного действия ультрафиолетовых лучей, но из всего изобилия работ можно выделить исследования, с одной стороны, Гертеля (Hertel, 66), не ограничившегося только бактериями, но и расширившего свои наблюдения на другие группы растений, с другой — Тиле и Вольфа (Thiele und Wolf), впервые применивших так называемый „Ultraviolet-filter, с которым они были в состоянии взять всю темную часть спектра и проследить ее смертельное действие.

В последние годы многие французские исследователи занялись этим вопросом, причем они применили ртутно-серебряную кварцевую лампу как сильнейший источник ультрафиолетового излучения. Особенно интересные результаты в этой области получили Курмон и Ножье (Courmont et Nogier). Они в своих опытах показали, что при моментальном облучении слой воды в 30 *см* глубины совершенно стерилизуется. Микель (Miquel) нашел позднее, что вода, содержавшая на литр 128 000 000 *Bacillus mesentericus*, имевших стойкие против различных влияний споры, стерилизовалась ультрафиолетовыми лучами меньше чем в минуту.

Что касается высших растений, то более или менее детальное исследование влияния на их жизнедеятельность началось около 20 лет назад. Пионером нужно считать упомянутого выше Гертеля. Работы велись в различных направлениях, полученные результаты содержат много неясного, сомнительного, но все же на основе имеющегося материала полезно будет подвести итоги.

Источником получения ультрафиолетовых лучей в большинстве случаев служила ртутнокварцевая лампа различных систем. Лучи, испускаемые ею, Елтиндж (Eltinge, 43) делит на две группы: первая — нежизненные лучи (abiotic rays) с длиной волны от 185 до 290 μμ, обладающие сильной восстанавливающей силой и убивающие растительную клетку; вторые — биологические лучи с волной от 290 до 400 μμ; они известны как окисляющие и потому стимулирующие. Нежизненные лучи очень быстро поглощаются атмосферой и почти никогда не находятся в солнечном свете, доходящем до земли. Окончательно они могут быть исключены употреблением того или иного экрана.

Глубина проникновения ультрафиолетовых лучей

Ряд авторов, занимавшихся изучением этого вопроса, приходит к выводу, что глубина проникновения ультрафиолетовых лучей через кожу не более 1 *мм*, но это относится не к живым тканям кожи, а к отмершим. Махт, Андерсон и Белл (Macht, Anderson and Bell, 90) употребляли для опыта анэстезированных животных и нашли, что при экспозиции в минуту ультрафиолетовые лучи в 302 μμ проникают сквозь живую кожу более чем на 1 *мм* в толщину. При экспозиции в 2 мин. лучи в 280 μμ прошли насквозь.

Изучение проникновения лучей в брюшную полость кроликов показало, что при экспозиции в 2 минуты лучи длиной в 313 μμ проникают туда. Затем те же авторы сравнивали прохождение лучей через живую и мертвую кожу; первая была более проницаема, вторая же, достаточно смазанная жиром, делалась проницаемой так же, как и первая. Было найдено, что пигмент кожи негров поглощает почти все короткие лучи. Тот же результат получен при инъекции кроликам в вены 1% раствора эозина.

Что касается высших растительных организмов, то специальных исследований по этому вопросу я не нашел, но все же ряд авторов [Клюйвер (Kluyver, 79), Стоклаза (Stoclasa, 156), Елтиндж (43), Макэн и Демусси (Maquenne and Demoussy, 91), Уршпрунг и Блюм (Ursprung und Blum, 175)] указывают, что глубина проникновения ультрафиолетовых лучей в растение сравнительно незначительна; дальше эпидермальных клеток они не проходят. В опытах Клюйвера (79) при облучении листьев *Aucuba japonica* на расстоянии 35 *см* от ртутнокварцевой лампы отмерли только клетки эпидермиса, лежащие же под ним ткани оказались неповрежденными; отсюда Клюйвер заключает, что эпидермис поглощает ультрафиолетовые лучи. Автор наклеивал снятый эпидермис на неповрежденный лист и затем производил облучение на расстоянии 35 *см* в течение 5 часов. Наклеенный эпидермис погиб, абсорбируя все вредные лучи, но часть листа, находившаяся под ним, осталась совершенно неповрежденной.

Бухольц (Bucholtz, 20) исследовал листья *Mnium* и тычиночные волоски *Tradescantia reflexa* и нашел, что они более устойчивы по отношению к смертельному действию ультрафиолетовых лучей, чем бактерии и инфузории (*Paramaecium*). Возможно, по мнению автора, что клетки высших растений обладают большей непроницаемостью. При опытах автор пользовался волнами от 3654 до 2378 Å.

Мецнер (Metzner, 101) пользовался более длинными волнами (350—400 μμ), результаты его исследований определялись микрофотографически для получения прямого доказательства действительного проникновения. Он нашел, что целлюлоза, гемицеллюлозы и пропитанные кремнеземом оболочки относительно хорошо проницаемы для волн этой длины; плазма и ядро поглощают эти лучи слабо; пробка, кутинизированные или одревесневшие оболочки абсорбируют сильнее. Особенно сильное поглощение этих лучей идет в клеточном соке эпидермальных клеток и мезофиле многих растений; поглотительной способностью, по мнению автора, обладают танниды и флавоны, и в этом заключается их биологическое значение.

Очень интересна работа Шёлля и Лемона (Shull and Lemon, 152), которые изучали проницаемость оболочки различных семян для лучей неэкранированной ртутной лампы. Результаты определялись спектрограммами. Они нашли, что при максимальной, употребленной ими продолжительности облучения в один час, оболочки проницаемы только для длинных ультрафиолетовых лучей, нижняя граница которых указывается линией 312 μμ; проникновение лучей короче 363 μμ слабое. Правда, у различных видов растений наблюдается варьирование, не исключена такая возможность даже у частей оболочки одного и того же семени. Так, у хлебных злаков оболочка более проницаема со стороны зародыша; влажные оболочки по проницаемости мало отличаются от сухих.

Подводя итоги исследования о проникновении ультрафиолетовых лучей в растение, нужно сказать, что все имеющиеся до сих пор работы совершенно не касаются вопроса о процентном пропускании волн различной длины через оболочки семян или какие-либо другие части растений. Иными словами, мы имеем до сих пор только качественные исследования, без учета количества проникающих лучей.

Действие ультрафиолетовых лучей на содержимое клеток

Влияние ультрафиолетовых лучей на содержимое клеток исследовано более полно для низших растений и животных, чем для высокоорганизованных форм. Нет сомнения, что реакция протоплазмы на облучение чрезвычайно сложна, разобраться и объяснить происходящие при этом сложные физико-химические явления трудно, а потому и наши знания по этому вопросу очень скудны.

В исследованиях Бови (Bovie, 17), Барр и Бови (Barr and Bovie, 10), Бюрж (Burge, 21), Даунс и Блент (Downes and Blunt, 41a), Гарриса и Гойта (Harris and Hoyt, 61) указывается, что короткие ультрафиолетовые волны (меньше 290 μμ) вызывают цитолиз у низших организмов. Гэйтс (Gates, 51, 52, 53) нашел, что волны длиной от 260 до 270 μμ оказывают максимальное бактерицидное действие, хотя до него полагали, что вредное влияние увеличивается с укорачиванием волны. Главный фактор в цитолизе — коагуляция протоплазмы. Исследованиями in vitro Гейтс устанавливает коагуляцию белков при ультрафиолетовом облучении. Губительное действие лучей, испускаемых неэкранированной ртутной лампой, на поверхностные клетки органов высших растений было доказано рядом исследователей, занимавшихся этим вопросом. К числу их нужно отнести: Макэн и Демусси (91), Шретера (Schroeter, 138), Шульце (Schulze, 152 a), Клюйвера (78), Стоклаза (156, 158, 159), Уршпрунга и Блюма (175), Чибилиа (Sibilia, 153), Дельфа, Ритсона и Вестбрука (Delf, Ritson and Westbrook, 38), Мартин и Вестбрука (Martin and Westbrook, 94), Надсона и Рохлину (Nadsone and Rochline, 104), Бухольц (20), Поппа и Броуна (Popp and Brown, 117).

Во многих случаях в результате облучения было замечено сначала увеличение тока протоплазмы, достигавшее через известный промежуток времени максимума, за которым следовало уменьшение и наконец остановка и омертвение протопласта. Гертель (66,67) и Шульце (152a) отмечают замедление и окончательную приостановку тока протоплазмы в клетках листьев *Elodea* и некоторых других растений при монохроматическом облучении волнами длиной в 295 μμ и 280 μμ.

Позднее Надсон и Рохлина показали, что короткие волны ультрафиолетовой части спектра скорее возбуждают движение по сравнению со всеми другими частями спектра ртутной дуги, причем устранение водным экраном инфракрасных лучей не повлияло на результаты.

Гертель (66) наблюдал действие ультрафиолетовых лучей — 280 μμ длины — непосредственно в поле зрения микроскопа на клетки *Elodea canadensis* и нашел, что ток протоплазмы замедляется, а при длительном облучении происходит отмирание. Он работал также с волнами других длин и на основе своих исследований считает, что разрушающее действие не есть специальная первичная функция коротковолновой части спектра, но что главную причину разрушения нужно видеть в поглощении клетками этих лучей.

Макэн и Демусси (92) при облучении различных растений пришли к выводу, что ультрафиолетовые лучи вызывали во многих, наблюдаемых ими случаях, смерть протоплазмы, а отсюда и дальнейшее влияние, сказывающееся в почернении.

Как указывалось выше, в опытах Клюйвера (78) наблюдалось отмирание протоплазмы в эпидермальных клетках *Aucuba japonica*. Автор первое время склонен был думать, что в действии ультрафиолетовых лучей никакого специфического влияния усматривать нельзя, так как подобные же явления вызываются всеми причинами, действующими разрушающе на клетки, и одновременно разрушаются и содержащиеся в клетках ферменты. Но дело в том, что почернение наступает после длительного времени, и отсюда можно заключить, что оно вызывается влиянием фермента. Удержание листьями зеленой окраски после погружения их в кипящую воду подтверждает этот взгляд.

Очевидно ультрафиолетовые лучи могут вызывать окислительные процессы. Надсон и Рохлина (104, 105) полагают, что при облучении, среди цепи других реакций, происходит превращение крахмала в щавелевокислый кальций с возможным промежуточным продуктом в виде сахара. Бовери и Корне (Beauverie and Cornet, 11) предполагают, что ультрафиолетовые лучи вызывают образование перекиси водорода в среде, которая производит как бы род уплотнения структуры листьев и почек *Elodea canadensis*.

Эта гипотеза была подкреплена в некоторых опытах непосредственным действием перекиси водорода. Чтобы исключить влияние продуктов, образующихся под влиянием перекиси водорода в среде, где находились растения, исследования были продолжены с воздушными органами наземных растений.

Относительно влияния ультрафиолетового облучения на деление клеток Шульце нашел, что линия магния — 280 μμ — задерживает деление у *Tradescantia*. Такамине (Takamine, 161) отмечает действие линии 250 μμ ртутной дуги на расстоянии от 10 до 20 *см* при экспозиции от $^1/_2$ часа до 4 часов на кончики корней *Vicia faba*, *Allium cepa*, на яйцеклетки *Capsella bursa pastoris*, *Lactuca Thunbergiana* и *L. lanceolata platyphylla*. Он наблюдал различные неправильности в делении, включая сужение и расхождение хромосом, неправильное распределение их, иногда триполярное деление соматических ядер.

Лепешкин (Lepeschkin, 84) отмечает, что наиболее действующие в изменении проницаемости протоплазмы лучи находятся в полосе 320—420 μμ с максимумом 370 μμ.

Действие на пигменты

Клюйвер (78) для изучения влияния ультрафиолетовых лучей на пигменты облучал окрашенную в красный цвет нижнюю сторону листа *Begonia discolor* и установил, что окраска изменяется. Затененная при облучении половина листа оставалась красной, в то время как у незатененной проглядывала зеленая окраска лежащих под эпидермисом клеток паренхимы, т. е. эпидермис в этой части становился бесцветным. Исключение представляли жилки листа, в которых пигмент оставался неизменным, причину чего автор видит в том, что антоциан в жилках встречается в более глубоких слоях и кроме того окружен слоем колленхимы. Поперечный разрез листа показал, что содержащие антоциан клетки отмерли и антоциан как таковой исчез. Облучения в $2^1/_2$ часа достаточно, чтобы эпидермис потерял окраску.

Автор облучал цветы (*Centaurea cyanus* L.), в лепестках которых находился антоциан. Во всех случаях наблюдалось отмирание клеток и изменение окраски. Клетки лепестков розы, окрашенные в интенсивно красный цвет, после восьмичасового облучения принимали грязно-голубой цвет; кроме того наблюдалось скопление участков красящего вещества в протоплазме и ядре.

Молиш (Molisch) приводит ряд случаев, когда окрашенные в красный цвет листья при быстром погружении в кипящую воду теряли свою окраску, причем вода не окрашивалась. При обработке листьев после кипячения незначительным количеством разбавленной кислоты, вода и листья принимают интенсивно красный цвет, что, по мнению Молиша, указывает на изменение антоциана, находящегося как в листьях, так и в воде. Это изменение наступает при нагревании листьев в термостате до 70°. Объяснение Молиш находит в том, что при отмирании клеточный сок приходит в соприкосновение со щелочной протоплазмой, и в этом случае антоциан переходит в зеленый или желтый цвет, а иногда и совершенно обесцвечивается. Подкрепление своего взгляда Молиш видит в том, что у растений с сильно кислым соком это явление им никогда не наблюдалось; в качестве примера он указывает на бегонию. Клюйвер (78) также констатировал сохранение красной окраски листом бегонии, нагретом в термостате до 70°.

Если при облучении антоциан исчезает, то он также, по мнению Клюйвера, подвергается изменению, но не тому, о котором говорит Молиш. $2^1/_2$-часового облучения совершенно достаточно, чтобы эпидермис совершенно обесцветился. Если после этого положить срезы в разбавленную соляную кислоту, то ни малейшего покраснения не наблюдается, и потому исчезновение антоциана нельзя объяснить невероятно быстро наступившей щелочной реакцией.

Разрушение антоциана при облучении Клюйвер пытается объяснить не непосредственным действием ультрафиолетовых лучей на пигмент, а химическим изменением каких-то составных частей клетки и возникновением новых, действующих разрушающе на антоциан. Никаких исследований по этому вопросу им сделано не было, и потому гипотеза остается неподкрепленной фактами.

Отношение между ультрафиолетовым облучением и развитием или присутствием антоциана, с одной стороны, с другой — нахождение различных химических соединений в растительных клетках было предметом многих исследований. Шибата, Кишида и Нагаи (Shibata, Kishida and Nagai, 147, 148, 149, 150) нашли, что клеточный сок эпидермальных и периферических клеток паренхимы воздушных частей растений обычно содержит производные флавона. Эти соединения почти исключительно находятся в наземных частях растений. Солнцелюбивые растения содержат значительно больше этих соединений, чем тенелюбы. Высокогорные растения, например альпийские, гораздо богаче флавонами, чем растущие в низких местах, где интенсивность солнечной радиации не так велика, как высоко на горах. Вообще растения, экспонированные сильным солнечным светом, образуют бо̀льшее количество флавонов, чем те же растения при низкой инсоляции, если они не имеют специальных морфологических приспособлений, таких как толстая кутикула и т. д. *Ficus elastica*—тропическое растение, растущее при большой интенсивности света и имеющее толстую кутикулу, содержит мало флавонов. Розенгейм (Rosenheim, 127), основываясь на исследованиях Шибата, Нагаи и Кишида, полагал, что альпийские растения, выросшие в низких местностях, не должны были бы содержать так много флавонов, как выросшие в альпийских странах. Используя в качестве опытного растения Edelweiss, он нашел, что это растение, культивируемое в низких местностях, образует флавонов значительно меньше, чем выросшее в Альпах.

Шанц (Schanz, 135) сообщает, что большая часть красной окраски листьев салата исчезала, если растения переносились под обыкновенное оконное стекло, которое исключало радиацию ниже 320 μμ. Когда молодые растения *Celosia Thompsoni* с темно-красными листьями были помещены на дневном свете под различными экранами, образовавшиеся новые листья были менее красными и более зелеными, в случае если большая часть коротких волн была исключена, и совершенно зелеными, когда устранялись все волны короче 420 μμ. Красный цвет листьев свеклы терялся в отсутствии ультрафиолетовых лучей, в то время как у стеблей и черешков листа сохранялся.

На основании этих исследований возможно было бы предположить, что антоциан и флавоны имеют биологическое значение. Роль их сводится к абсорбции ультрафиолетовых лучей и защите глубоко лежащих слоев клеток от вредного действия. Мецнер (101) доказал сильное поглощение полосы от 350 μμ до 400 μμ клеточным соком, содержавшем танины и флавоны. Но эта гипотеза теряет свое значение, если принять во внимание, что никем достоверно не был доказан вред для растений ультрафиолетовой радиации той интенсивности и качества, которая излучается солнцем. Артур и Нюэл (Arthur and Newell, 6) отмечают безвредность той части ультрафиолетовых лучей, которая доходит до земли.

Шанц (135) указывает на вредный эффект ультрафиолетовых лучей солнечной радиации. Работая с красным буком, автор нашел, что короткие волны оказывают разрушительное влияние на эпидермальные клетки, содержащие антоциан в том случае, если растения вначале находились в условиях, препятствующих образованию антоциана, а затем подверглись радиации, содержащей ультрафиолетовые лучи. Шанц выращивал красный бук под различными экранами и нашел, что потеря красного цвета тем больше, чем короче действующие волны. Затем он перенес одно из растений, которое развивало большие зеленые листья с отсутствием антоциана, на полную дневную радиацию. Через четырнадцать дней все зеленые листья отмерли, а развивающиеся новые имели красный цвет. Отсюда Шанц приписывает антоциану свойства экрана, защищающего растения против разрушительного действия ультрафиолетовых лучей. Опыт был бы значительно убедительнее, если бы автор испытал подобным же образом растения с листьями, содержащими антоциан и затем перенесенными на открытый дневной свет. Положение было бы значительно яснее, если бы такие растения, как красный бук, культивировались сначала при условиях, препятствующих образованию антоциана, а затем подвергались действию ультрафиолетовых лучей.

В этих условиях опыта можно было бы убедиться, в каких случаях растения более чувствительны к ультрафиолетовым лучам.

Артур наблюдал развитие красного пигмента яблок при облучении ртутной лампой, экранированной увиолевым стеклом. Для получения окраски яблок в августе было необходимо 40 часов, с возрастом яблок период увеличивался. Совершенно не развивался пигмент у яблок, взятых в январе. Кожица яблок, погруженная в воду и облученная, образовала пигмент, но убитая температурой или спиртом и затем облученная, не дала окраски.

Из последних сообщений Ньюйоркской агрономической станции видно, что некоторые сорта яблок, как правило не имеющие красной окраски, делаются совершенно красными при освещении от 4 до 5 дней 1500 W электрической лампой. Можно предполагать, что лучи других волн кроме ультрафиолетовых, также эффективны в развитии окраски.

Уршпрунг и Блюм (175) при облучении окрашенных лепестков *Viola*, содержащих антоциан, нашли бо́льшую чувствительность у окрашенных, чем у белых, у *Dianthus* получилось обратное. Микроскопическое исследование лишенного окраски и пестрого эпидермиса *Viola* не показало никакой анатомической разницы. В красных листовых пластинках *Achyranthes* никакой разницы в чувствительности соседних клеток, лишенных окраски, и красных обнаружено не было. Отсутствие в данном случае ясных результатов Уршпрунг объясняет изменением проницаемости, что облегчает переход антоциана из одной клетки в другую. У *Achyranthes*, например, после получасового облучения красящее вещество из палисадной и губчатой паренхимы выступило, как только плазмолизированные клетки были погружены в воду; в защищенных нижних клетках оно оставалось. Так же и у *Coleus* из облученного эпидермиса пигмент выходил, в то время как в находящихся на нем волосках, косо облученных, он оставался.

Если ультрафиолетовые лучи могут содействовать образованию антоциана, то во всяком случае их безусловная необходимость для этого процесса не доказана. Попп (Popp, 114) нашел, что проростки горчицы, росшие только в темноте или в темноте и затем облученные ртутной лампой с исключением всей ультрафиолетовой части, образовывали антоциан. Всем хорошо известно, что корни красной свеклы, развивающиеся в отсутствии какой бы то ни было радиации, очень богаты антоцианом. Возможно, что ультрафиолетовые лучи способствуют образованию антоциана, на что указывает ряд вышеприведенных исследований, но тут же необходимо отметить, что при всех экспериментах ультрафиолетовая часть никогда не была нацело отделена от других частей спектра.

Относительно влияния ультрафиолетовых лучей на хлорофилл ряд исследователей высказывает мнение о безвредности их для этого пигмента. Стокласа (159) облучал ртутнокварцевой лампой этиолированные листочки проростков гороха (*Pisum sativum*), маиса (*Zea mais*), овса (*Avena sativa*) и нашел, что уже через два часа, под влиянием ультрафиолетовых лучей, листочки приняли густо-зеленую окраску, в то время как листочки проростков, стоявших то же время на интенсивном солнечном свету, все еще оставались этиолированными. Только после шестичасового освещения прямым солнечным светом проростки приняли такую же густо-зеленую окраску, как и освещенные 2 часа ультрафиолетовыми лучами.

Если проростки долгое время держать в темной камере, то образование хролофилла идет медленно. По мнению Стоклаза, продолжительная этиоляция настолько нарушает жизненную энергию протоплазмы, что ультрафиолетовые лучи не в состоянии быстро подействовать на образование хлорофилла.

Опыты с этиолированными листочками сахарной свеклы (*Beta vulgaris*) показали, что уже через час стоящие под ртутнокварцевой лампой листочки начали зеленеть. После 2 часов окраска стала густо-зеленой, в то время как листки проростков, стоящих на диффузном свете, чуть-чуть изменили окраску.

Спиртовые растворы неочищенного хлорофилла при воздействии ультрафиолетовых лучей в продолжение 5—60 минут не разрушаются. Спектр поглощения до и после экспозиции одинаков.

Елтинджж (43) указывает, что при облучении им *Lactuca sativa* L. var. „Black Seeded Toreing“, *Raphanus sativus* L. var. Early Scarlet Turnip While Tip, *Cucumis sativus* L., *Zea mais* L. и др. хлорофилл показывал те же качества, что и у необлученных. На основании этого автор приходит к выводу, что ультрафиолетовые лучи не разрушают хлорофилла и тем самым не действуют отрицательно на фотосинтетический процесс.

Грин (Green, 58) предполагает, что хлорофилл может действовать как экран, поглощающий вредные лучи.

Уршпрунг (174), исследуя клетки облученного эпидермиса различных растений, нашел, что замыкающие клетки устьиц значительно устойчивее клеток, не имеющих хлорофилла. Все же, по его мнению, для окончательного решения вопроса нужно принять во внимание, что при облучении этиолированных листочков *Vicia*, а также белого края листьев *Pelargonium*, где хлорофилл в замыкающих клетках отсутствует, разница была не меньше, чем в предыдущем случае. Уршпрунг облучил нормальные и этиолированные листочки *Vicia* одного возраста; зеленые показали большую устойчивость, но эти данные противоречат явлениям, наблюдаемым при облучении пестролистного *Pelargonium*, где белые части оказывают значительную сопротивляемость ультрафиолетовым лучам.

Бухольц (20) помещал на расстоянии 10 *см* от водоохлаждаемой ртутной лампы листья мха *Mnium* и наблюдал состояние хлоропластов; через 4 часа достигалось полное обесцвечивание; клеточные стенки были как бы окрашены диффузным хлорофиллом. В случае, если один лист был накрыт другим, в защищенной части остались зеленые хлоропласты, что указывает на небольшую глубину проникновения ультрафиолетовых лучей.

При облучении в течение 2—4 часов того же объекта лучами длины волн 3663·27—2378·30 A и 3654—2378 Å обесцвечивание не наблюдалось, и вообще никаких видимых изменений в структуре клеток не было; листья *Mnium* имели нормальный вид, клетки хорошо плазмолизировались и деплазмолизировались; незаметно было и последействия иррадиации.

Гертель (66) объясняет устойчивость хлорофиллоносных клеток тем, что употребляемые источники ультрафиолетовых лучей содержат еще видимые лучи и тем самым влияют на фотосинтетический процесс и на выделение кислорода, который и препятствует разрушающему действию. Уршпрунг (173, 174) экспериментировал с листьями *Elodea* таким образом, что один раз он облучил их при помощи ртутной лампы, второй одновременно с первым небольшой дуговой лампой, с стеклянным конденсором и стеклянным колпаком, задерживающими ультрафиолетовые лучи. Заметной разницы, несмотря на неоднократные повторения, не наблюдалось. По Гертелю, в атмосфере водорода нужно ожидать бо́льших повреждений, чем в обычном воздухе, но Шульце никакого различия не нашел. Очень интересно, что сравнительно бедные хлорофиллом краевые клетки листьев *Elodea* оказывают значительную устойчивость, так же как и клетки жилок.

В некоторых случаях гипотеза Гертеля, возможно, и приемлема, но все же в каждом отдельном исследовании необходимо принимать во внимание защитное значение мембраны, а также морфологических и систематических особенностей. Важно считаться равным образом и с различной устойчивостью плазмы.

Влияние ультрафиолетовых лучей на ферменты

Рядом исследователей было найдено, что ультрафиолетовые лучи или ослабляют активность энзим или совершенно разрушают их. Массоль (Massol), Белецкий (Bielecki) и Вурмсер (Wurmser) сообщают, что облученный разбавленный раствор крахмала теряет способность посинения с иодом и восстанавливает феллингову жидкость. По опытам Клюйвера (79,80) сухой крахмал из маиса и картофеля после восьмичасового облучения давал посинение, но вместе с тем и восстанавливал феллингову жидкость. Распад крахмала — процесс ферментативный и идет при помощи диастаза, поэтому важно знать, какое же действие ультрафиолетовые лучи оказывают на диастаз.

Уршпрунг (173) экспериментировал с листьями *Phaseolus*, частично прикрытыми покровным стеклом; расстояние от лампы было 10 *см*. После двухчасового облучения крахмал в листьях под стеклом совершенно исчез, в остальной части количество его повидимому осталось без изменения. Ясно было, что под стеклом действие диастаза продолжалось, небольшое повышение температуры усиливало его работу, в части листа, находившейся вне стекла, диастаз или совсем или в большей своей части был разрушен. Образования крахмала вновь не наблюдалось, что можно объяснить, по мнению Уршпрунга, подвяданием листьев вследствие повышенной температуры. Грин (58) и Гертель (66) получили понижение активности диастаза, причем Грин употреблял ультрафиолетовые и голубые лучи, а Гертель — монохроматические волны длиной 280 μμ, Шошар и Мазу (Chauchard et Mazoue, 26), а также Агюлон (Agulhon, 1), на основании своих исследований приходят к выводу о полном разрушении энзим ультрафиолетовыми лучами. Бюрж, Фишер и Нейль (Burge, Fischer und Neill, 23) нашли, что пепсин, трипсин, энтерокиназа, птиалин, амилопсин и проэнзим трипсиноген целиком разрушались при ультрафиолетовом облучении. Однако Бюрж (22) показал, что ультрафиолетовые лучи смертельно действуют на бактерии без разрушения внутриклеточных протеолитических энзим. В своих опытах он имел дело с бактериями, обладающими свойством разжижать желатину посредством энзим, вырабатывающихся в их клетках. Он убивал бактерии действием ультрафиолетового облучения, размалывая их с песком после центрофугирования, и затем экстрагировал 30% спиртом и при этом нашел, что активность энзим по результатам их действия на желатину незначительно отличается от действия ферментов в живых бактериях. На основании этого он заключает, что смерть клеток происходит не от разрушения энзим, а от коагуляции протоплазмы, вызванной облучением. Фуллер (Fuller, 47) сообщает, что в его опытах активность каталазы и диастаза увеличивалась при действии на растения той полосы ультрафиолетовых лучей, которая является смертельной. Попп полагает, что точка зрения Филлера не лишена основания, так как наши суждения о повышении или понижении активности энзим основываются на рассмотрении конечных результатов действия облучения на клетку, и может быть энзимы, заключенные в клетках, освобождаются в результате радиации и входят в связь с увеличивающими их активность веществами. Макэн и Демусси (33) утверждают, что почернение листьев связано не с специфическим действием ультрафиолетовых лучей, а есть результат действия или диастаза или какого-либо другого фермента, прежде заключенного внутри некоторых клеток, при облучении же освобожденного. Доказательством этого служит то обстоятельство, что почернение может быть вызвано и другими способами: механическим повреждением, хлороформом, высокой температурой и т. д. Пэн (Paine, 109) подтверждает высказанное Макэн и Демусси положение. Пунье (Pougnet, 119) обращает внимание на образование при облучении растений ртутной лампой ароматических веществ, что, по мнению Пунье, вызывается расщеплением глюкозидов. Исследователь склонен предполагать, что следствием облучения является изменение проницаемости протоплазмы; энзимы и глюкозиды, ранее отделенные друг от друга, приходят после облучения во взаимодействие. Работами Бьерри, Генри и Ранка (Bierry, Henri and Ranc, 15), Эйлера и Ольсена (Euler and Ohlsen, 45), а также Бертело и Годешон (Berthelot et Gaudechon, 13) установлено, что ультрафиолетовые лучи могут сами по себе, помимо энзим, действовать на различные вещества. Так, в опытах указанных авторов при облучении в отсутствии энзим происходила инверсия сахарозы и других углеводов. Вопрос, как видно, не может быть окончательно решен и нуждается в дальнейших исследованиях.

Действие на витамины

Среди исследований влияния ультрафиолетовых лучей на образование витаминов в растениях большинство касается этого вопроса, только со стороны образования витамина D в тех растительных организмах, которые идут в пищу животным. Наиболее полная работа произведена Лойкин (Lojkin, 86). По мнению автора, образование витамина D нужно отнести к активизации эргостероля. Опыты Гесса и Вейнштока (Hess und Weinstock) и Стинбока и Блэка (Steenbock and Black) по влиянию ультрафиолетовых лучей на образование витамина D и исследование антирахитических свойств различных растений дали противоречивые результаты. Культивированные Лойкин под специальным проводящим ультрафиолетовые лучи стеклом салат, люцерна, шпинат, новозеландский шпинат и соя обладали слабыми антирахитическими свойствами. Эти же растения, а также капуста под обычным стеклом не образовывали витамина D. При облучении ртутной дугой все опытные растения, кроме капусты, приобретали противорахитные свойства, причем максимум находился при тридцати-минутной экспозиции. Растения срезанные обладали большей силой, чем те же, но облученные вместе с корневой системой.

Минимум экспозиции, необходимый для того, чтобы образовать в растениях то количество витамина D, которое получается у животных при непосредственном их облучении, значительно длиннее. Даже с фильтрами сравнительно низкой проводимости крайней части спектра ниже границы 286 μμ облучения в минуту вполне достаточно, чтобы предохранить животное от рахита. Тридцатиминутного солнечного освещения зимой и пятнадцатиминутного летом достаточно для предохранения крыс от рахита в случае, если диэта не способствует слишком сильному росту, при котором образование костей должно итти быстрее; в этом случае экспозиция должна быть удлинена. С этой точки зрения большее значение для образования витамина D имеет непосредственное облучение ультрафиолетовыми лучами самих животных, чем даваемой им пищи.

Влияние на минеральное питание

Исследования в этом направлении начались в самые последние годы, и потому сведения по данному вопросу чрезвычайно скудны. Первые указания находим у Бискоу (Beeskow, 12). Он облучал открытой вольтовой дугой на расстоянии 100 *см* в течение 5 недель томаты и огурцы и нашел повышенное содержание золы. Им же облучались соя и злаки. Растения помещались на расстоянии 35 *см* от неэкранированной ртутнокварцевой лампы. У злаков было констатировано увеличение кальция, а также растворимого и нерастворимого в эфире фосфора. Винд и Фуллер (Wynd and Fuller, 183) также указывают на повышенное содержание кальция у облученных томатов и огурцов. Стюарт и Артур (Stewart and Arthur, 155) работали с *Nicotiana tabacum* L. var. Türkisch., *Soltia splendens* Ker., *Brassica oleracea* L. var. *capitata, Lactuca sativa* L. и нашли, что значительным фактором для того или иного ответа растения на облучение являются условия предварительного светового режима, в котором находились опытные растения. Растения, выросшие в почве при низкой интенсивности света и затем облученные, давали повышение в золе, сопровождаемое увеличением кальция и фосфора, в то время как у выросших при высокой инсоляции и облученных не наблюдалось этого явления. Замечательно, что облучение в облачную погоду также увеличивало содержание кальция и фосфора. У растений, выросших при уменьшении полного солнечного света до 65% и облученных при высокой световой интенсивности, наблюдалось общее повышение золы и кальция и фосфора в частности.

Повышение содержания золы наблюдалось в листьях через 48—72 часа после облучения при экспозиции в 15, 30, 60 или 120 секунд, в стебле при той же экспозиции и том же промежутке времени было понижение; увеличение в листьях сопровождалось повышенным содержанием кальция и фосфора. В случае, если экспозиция превышала 15 секунд, в стеблях содержание фосфора повышалось. Неднократные облучения при интервалах в 48 часов повышали содержание кальция и фосфора как в стеблях, так и в листьях; для этого было достаточно или четыре облучения по 20 секунд, или пять по 10 секунд или же девять по 5 секунд. Большое количество облучений усиливает ответ растения, удлинение экспозиции ускоряет его.

Питание растений отзывается на воздействии облучения. Растения, выросшие в песке, отличавшемся от минерального состава почвы, были более чувствительны к повреждениям, чем находившиеся в почве.

Содержание магния и марганца при облучении не изменялось.

Влияние ультрафиолетовых лучей на прорастание семян и рост проростков

Карл (Carl, 25) установил, что ультрафиолетовые лучи ртутнокварцевой лампы вредно действуют на прорастание семян и рост проростков. Райбо (Raybaud, 121) сообщает, что скорость прорастания некоторых семян после облучения увеличивается, но что проростки оказываются поврежденными и вскоре после выхода оболочки погибают. Шанц (135) нашел, что на дневном свете, содержащем ультрафиолетовые лучи, семена прорастают менее быстро, чем при исключении ультрафиолетовой части спектра.

В 1921 г. Попп (114) произвел тщательные многочисленные исследования о влиянии ультрафиолетового облучения на прорастание семян и рост проростков наперстянки, табака, горчицы, канадского полевого гороха, лупина и подсолнечника. Облучение производилось несколько раз без экрана и при экранировании различными фильтрами, в сумме опытные объекты получали от 1—2 до 6—10 часов экспозиции. В каждом опыте было от 50 до 100 семян. Сравнению подвергались семена и проростки, получившие волны от 420 до 320 μμ с небольшим количеством инфракрасных лучей, затем подвергшиеся действию видимой части спектра и инфракрасных лучей плюс ультрафиолетовые до 300 μμ и наконец видимой и инфракрасной и ультрафиолетовой до 200 μμ. Разница в интенсивности при различных экспериментальных условиях не измерялась.

Опыты показали, что экспозиция сухих семян открытой дугой ртутнокварцевой лампы в течение 188 часов эффекта на дальнейшее прорастание и рост не дала и что экспозиция менее 2 часов набухших семян также не изменила характера прорастания семян и дальнейшего роста проростков упомянутых растений. Возможно, что вредоносные короткие лучи не проникли так глубоко, чтобы вызвать эффект. Продолжительные экспозиции набухших семян вредны, волны длиной ниже 300 μμ особенно опасны. Не замечалось разницы в прорастании семян в темноте, если при облучении удалялись помощью экранов все ультрафиолетовые лучи или меньше 300 μμ. В случае облучения семян волнами от 400 μμ до 300 μμ вредное действие сказывалось больше на проростках из них, чем на степени прорастания самих семян, но этот эффект скорее всего был вызван отсутствием достаточного количества света для роста. Проростки, развивавшиеся под неэкранированной лампой, как единственным источником радиации, никогда не выростали выше той стадии, которая обусловлена запасом пищи в семенах. Это обстоятельство, а также опыт автора с взрослыми листьями герани, которые, будучи облучены, дали отрицательные пробы на крахмал, заставляет думать, что синтез питательных веществ при облучении неэкранированной лампой очень незначителен.

От 1921 до 1927 г. мы имеем исследования Чибилиа (Sibilia, 153), Рёсселя (Russel, 129), Делф и Ритсона (Delf and Ritson, 38), определенно указывающих на вредное действие лучей, полученных от неэкранированной ртутной лампы. Наблюдения Ритсона о задержке прорастания семян *Trifolium subterraneum* короткими повторяемыми облучениями неэкранированной лампой едва ли можно принять с уверенностью, так как в его опытах семена прорастали в почве, куда едва ли могли проникнуть ультрафиолетовые лучи. Вследствие этого и его исследования над проростками, появившимися выше поверхности почвы, сомнительны.

Начиная с 1927 г. Ширд (Sheard, 142, 143, 144, 145, 146) с сотрудниками опубликовал ряд исследований о действии ультрафиолетового облучения на прорастание семян и рост проростков. Полученные авторами данные базируются на небольшом количестве экспериментального материала и потому едва ли заслуживают серьезного внимания. Так в одной из опубликованных статей Ширд утверждает, что лучи от 320 до 390 μμ действуют особенно стимулирующе на рост. Вывод получен из эксперимента с десятью сериями опытов, каждый из которых содержал от 6 до 10 семян, наблюдения велись в течение 9 дней; одной из серий давалась короткая ежедневная экспозиция полного спектра кварцевой лампы, испускающей лучи ниже 200 μμ; второй — ртутная дуга, экранированная обыкновенным оконным стеклом, пропускавшим лучи ниже 320 μμ; третья облучалась ртутной дугой экранированной vita glass, дающим лучи до 270 μμ; четвертая получала лучи, экранированные ultra glass, пропускавшие часть спектра 320 μμ — 390 μμ. Все эти серии были поставлены на диффузном свете в оранжерее, которая была покрыта различными экранами. Контрольные культуры и облученные неэкранированной лампой, так же как и облученные с экраном из обычного оконного стекла, содержались во время опыта в оранжерее, покрытой оконным стеклом. Единственным критерием для суждения о благоприятствовании тех или иных условий для роста была длина проростков. Между тем известно, что семена огурцов даже при постоянных окружающих условиях показывают значительные вариации в степени роста в течение первых дней прорастания. Поэтому данные, полученные авторами с 6—10 семенами, не имеют большого значения.

Из кратких сообщений Мэддока (Maddock, 89), Рёсселя (129) и Kew Gardens (75) видно, что наилучшие результаты при прорастании семян были получены с английским vita glass, которое пропускает дневной свет до волн 291 μμ, по сравнению с обычным оконным стеклом, пропускающим с 313 μμ. Источником радиации в этих опытах был дневной свет.

Рёссель установил, что семена и проростки, экранированные vita glass, прорастают раньше и имеют более сильный вид, чем те же, выросшие под обычным стеклом. Все же автор имел небольшое количество материала, и поэтому делать какие-либо окончательные выводы преждевременно.

Якоби (Jacobi, 73) воспользовался в качестве опытного материала семенами редиски, горчицы и салата, как прорастающими лучше в темноте, чем на свету. Облучение производилось ртутной лампой; употреблением стеклянных и жидких экранов исключались все лучи спектра кроме полосы от 300 μμ до 400 μμ. Облучение сухих семян при экспозиции 68, 16, 24 и 32 часа эффекта в повышении прорастания не дало, исключая семян горчицы, облученных 24 часа, и салата — 32 часа, которые через два дня показали увеличение в росте. У семян, набухших и облученных 2, 4, 6, и 8 часов, процент прорастания был несколько выше; экспозиция в 10 часов уменьшала степень прорастания набухших семян. Семена, облученные после выхода корешка, не дали какого-либо эффекта при экспозиции в 2, 4, 6, 8 или 10 часов.

Сопоставляя полученные Якоби данные, нужно сказать, что колебания в степени прорастания облученных семян незначительны. Так, например, семена салата через 66 часов после облучения в 2 часа дали в среднем 65,5% прорастания, контроль 63,75%, но эти же семена, облученные 4 часа, дали 63,5% прорастания, между тем как контроль дал 68,5%. Далее, нет постоянной корреляции между временем облучения и эффектом. В одном случае двухчасовая экспозиция дает повышение, в другом — шестичасовая, в третьем — восьмичасовая. В то время как во многих случаях контроль был несколько ниже в степени прорастания облученных растений, все же колебания были настолько невелики, что судить о стимулирующем эффекте полосы спектра 300—400 μμ чрезвычайно трудно.

Меццадроли и Уэртон (Mezzadroli and Wareton, 102) получили благоприятные результаты для прорастания и первых стадий роста проростков при облучении волнами от 330 до 390 μμ экранированной Wood's filter ртутной лампой. В первый день не было каких-либо заметных результатов, позднее замечалось повышение роста проростков, но после 10 дней произошло снижение. Хотя авторы и указывают на большое количество произведенных ими опытов, цифровой материал они дают только для 4 образцов. 100 семян ячменя, 50 фасоли, 25 гороха и 25 ржи были облучены в косвенном направлении 30 минут на расстоянии 50 *см* от источника света. Из них проросли: 41 зерно ячменя, 30 — фасоли, 23 гороха и 13 ржи; контроль дал 31, 25, 19 и 10. Трудно понять, почему для опыта были взяты семена с таким низким процентом всхожести. Нет указаний у автора на одинаковость окружающих условий для опытных экземпляров и контрольных.

Попов (113) в его книге „Die Zellstimulation“ сообщает об увеличении степени прорастания и лучшем развитии проростков под влиянием коротких экспозиций неэкранированной ртутнокварцевой лампы. Стимуляция выражалась для набухших семян пшеницы повышением на 4% по сравнению с контролем. Здесь, так же как и в предыдущей работе, нет указаний на одинаковость всех внешних условий, кроме ультрафиолетовой радиации.

В одной из последних работ Мэжёр (Masure, 96) указывает на стимуляцию прорастания. В качестве объекта он употреблял семена гороха, которые проращивал после облучения в темноте в течение четырех дней. Ртутно-кварцевая лампа экранировалась Corning G 586 AW экраном. Диапазон фильтра от 3334 до 3690 Å с максимумом передачи 3650 Å. Опыты автора были проведены в чашках Петри, помещенных на расстоянии 8,5, 17,5 и 18 *см* от лампы. Трудно понять, каким образом на таком коротком расстоянии избегалось нагревание объектов, особенно, когда облучение производилось в продолжение нескольких часов и когда чашки Петри были покрыты G 586 AW стеклом. Едва ли можно согласиться с автором, что при подобных условиях ультрафиолетовые лучи 3650 Å оказывают стимулирующее влияние на рост гипокотиля облученных воздушно-сухих семян гороха.

Попп и Броун (Popp and Braun, 117) вели в течение нескольких лет опыты по влиянию ультрафиолетовых лучей на прорастание семян и первые стадии роста проростков, имея в качестве объектов семена брюквы, редиски, огурцов, гусиной лапки. В каждом опыте было употреблено не менее 50 семян. Семена проращивались на влажной фильтрованной бумаге или вате и держались в зависимости от задачи опыта или в темноте, или на диффузном свете, а иногда на диффузном свете с исключением всей ультрафиолетовой части спектра. Облучение производилось как неэкранированной дугой, так и с экранами, включая Noviol „O“, который исключает всю ультрафиолетовую часть; G 586 A — поглощает все видимые лучи и пропускает ультрафиолетовые между 320 и 400 μμ; Corex, который исключает ультрафиолетовую часть ниже 270 μμ, и наконец оконное стекло, не пропускающее лучи ниже 313 μμ. Для хорошо прорастающих семян облучение обычно велось в течение 10 дней.

Полученные авторами результаты говорят о неизменном вредном влиянии на проростки облучения неэкранированной лампы даже при таких коротких экспозициях как $^1/_2$ минуты в день, вредный эффект уменьшается при употреблении фильтра Corex. В случаях, когда исключалась какая-либо часть ультрафиолетовых лучей, получалось незначительное повышение прорастаний или стимуляция роста проростков. Измерению подвергались: длина гипокотиля, величина листьев и сухой вес.

Клюзе и Кофман (Cluzet et Kofman, 28) облучали сухие зерна ячменя ртутной дугой на расстоянии 60 *см* в течение 3-4 часов и никакого эффекта на дальнейшее развитие проростков не получали. Прорастающие семена, облученные от 3 до 5 минут каждые 2 дня, показали после первых дней обесцвечивание листьев и затем замедление роста стебля. Какого-либо ускорения роста ни в одном случае замечено не было. Чтобы определить, существует ли какой-нибудь антагонизм в действии x-лучей и ультрафиолетовых, авторы подвергли действию ультрафиолетовых лучей проростки, которые получили прежде незначительную дозу x-лучей. Ультрафиолетовые лучи не только не предотвратили вредного влияния x-лучей, но даже усилили его.

Пирес де Лима (Pires de Lima, 112) получил неблагоприятные результаты при облучении сухих семян риса, набухших в воде и набухших в растворе эозина, экспонированных ртутной дугой на расстоянии от 30 до 80 *см* периодами от 5 до 30 минут. Наблюдения производились в течение месяца после облучения.

Тинкер (Tincker, 165) не нашел разницы в прорастании семян некоторых огородных растений в парниках под рамами с обыкновенным стеклом, vita glass и другими пропускающими ультрафиолетовые лучи стеклами.

Детуайлер (Detwiler, 39) сообщает, что экспозиция сухих семян *Ribes rotundifolium* ультрафиолетовыми лучами частью спектра от 270 до 320 $\mu\mu$ замедляет прорастание и рост проростков.

Летом 1934 г. нами на Селекционной генетической станции им. Мичурина были произведены ориентировочные опыты по облучению стратифицированных семян яблони „Антоновка“ и „Чугунка“. Источником ультрафиолетовых лучей была ртутнокварцевая лампа завода „Электрокомбинат“ (Москва).

Облучение производилось на расстоянии 10 *см*. Для каждой вариации экспозиции бралось 50 семян.

Влияния на скорость и энергию прорастания заметно не было, но в дальнейшем при росте в ящике с песком и пересадке в грунт при одинаковых прочих условиях проростки дали неодинаковые результаты, что видно из табл. 1.

Таким образом влияние ультрафиолетовых лучей сказывается не на процессе прорастания семян указанных сортов яблонь, а на дальнейшем развитии проростков. У более чем 50% проростков загнивают кончики корней, боковых ветвлений не образуется, и растения погибают; только незначительная часть развивается нормально. Замечательно то, что оба сорта ведут себя приблизительно одинаково. Измерение длины побегов, среднего числа листьев на побеге, произведенное перед опадением листьев у нормально развивавшихся проростков, отклонений от контроля не дали.

К. М. Поплавский (184) в 1923 г. изучал влияние ультрафиолетовых лучей на проростание семян трех групп растений: Dunkelkeimer'ов, Lichtkeimer'ов и относящихся безразлично к свету при

ТАБЛИЦА 1

Экспозиция в мин.	Число проросших семян		Число проростков, у которых через 14 дней листья не развились, корешки на концах покоричневели и загнили		Число проростков, у которых в течение мес. развились, 2-3 листа и дальнейший рост прекратился		Число проростков, у которых через $1^{1}/_{2}$ мес. высота надземной части достигла 2-3 *см*		Число проростков с высотой надземной части 6—8 *см* через $2^{1}/_{2}$ мес.	
	Чугунка	Антоновка	Чугунка	Антоновка	Чугунка	Антоновка	Чугунка	Антоновка	Чугунка	Антоновка
Контр.	44	48	5	4	—	5	1	—	38	39
1	46	—	28	—	6	—	6	—	6	—
5	44	46	30	24	4	8	5	6	5	8
10	46	45	24	18	7	12	8	9	7	6
15	46	45	23	18	9	10	6	12	8	5
20	45	46	24	20	5	11	8	9	8	6
30	46	46	32	24	4	7	5	8	5	7
40	47	46	32	32	5	5	7	9	3	—
50	43	46	30	29	2	7	8	6	3	4
60	45	45	34	25	2	10	5	7	4	3

прорастании. Источником лучей служила ртутно-кварцевая лампа. Стимуляция наблюдалась у большинства семян всех трех приведенных типов растений, особенно у семян, подвергнутых облучению в набухшем состоянии, причем продолжительное, частое и интенсивное облучение, за редкими исключениями, ярко стимулировало прорастание. Торможение наблюдалось в редких случаях. Автор считает, что возникает противоречие с одной стороны между необходимостью ферментов для прорастания семян, с другой—разрушением их ультрафиолетовыми лучами. Поэтому он допускает, что какие-то химические вещества, помимо ферментов, способствуют прорастанию семян, и в качестве таковых он считает витамины. По его мнению, витамины, поглощая ультрафиолетовые лучи, защищают фермент от разрушения. Гипотеза, возможно плодотворная для будущих исследований, в настоящее время не имеет под собой никакого фактического материала, ибо наши сведения о влиянии ультрафиолетовых лучей на образование и работу витаминов чрезвычайно скудны. Несмотря на большое количество исследований о влиянии ультрафиолетовой части спектра на прорастание семян и рост проростков, все же сделать какой-нибудь определенный вывод нельзя, да он и не может быть, так как индивидуальные особенности растений должны сказаться. Возможно, образуются в оболочке семян химические вещества, действующие или стимулирующе или тормозяще на прорастание и дальнейший рост, возможно проникновение ультрафиолетовых лучей для некоторых семян растений значительно глубже оболочки и воздействие на запасные вещества и зародыш. Какие химические изменения происходят при этом с составными частями плазмы клеток, ядра и т. д., все это до сих пор неизвестно и подлежит дальнейшему исследованию.

С целью изучения влияния ультрафиолетовых лучей на вегетативное размножение нами были облучены взятые в августе черенки ивы, породы хорошо укореняющейся. Черенки взяты срединные и верхушечные по 25 шт. Расстояние от лампы 15 *см*; экспозиция $^1/_2$ часа, 1, $1^1/_2$ и 2 часа. Для предотвращения подсыхания черенки во время облучения находились на мокрой фильтровальной бумаге. После облучения черенки высажены в ящики с песком и помещены в оранжерее.

Через восемь дней у черенков ивы началось корнеобразование в неодинаковой степени при различных экспозициях, что видно из табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Экспозиция	Число черенков с корнями		Без корней	
	Верхушечные	Срединные	Верхушечные	Срединные
Контроль	18	19	7	6
$^1/_2$ ч.	25	24	0	1 загнил
1 ч.	22	25	3	0
$1^1/_2$ ч.	18	22	7	3
2 ч.	12	23	13	1

Из таблицы видно, что экспозиция в $^1/_2$ ч. и 1 ч. стимулирует образование корней как у верхушечных, так и у срединных черенков ивы; при $1^1/_2$, и 2 часах идет торможение у верхушечных, в то время как у срединных стимуляция, хотя и незначительно, но продолжается.

Развитие черенками ивы корневой системы через 15 дней после облучения видно из табл. 3.

Полученные данные позволяют сделать вывод, что дозы в $^1/_2$ ч, 1 ч. и $1^1/_2$ ч. стимулируют образование и развитие корней как у верхушечных, так и срединных черенков с той разницей, что у срединных развитие идет лучше, длина и число корней больше, и даже доза в 2 часа, снижающая корнеобразование у верхушечных черенков, у срединных продолжает стимуляцию (рис. 1 и рис. 2).

Как известно, большинство сортов яблонь вегетативно или совсем не размножается или с большим трудом. Для селекционеров положительное разрешение вопроса имело бы большое значение, так как дало бы возможность получать клонный материала любых сортов. Данные о стимулирующем влиянии ультрафиолетовых лучей на развитие корней у черенков ивы направили мысль на исследование

ТАБЛИЦА 3

	Экспозиция	Число облученных черенков	Число черенков с корнями	Число корней на черенках	Длина наибольших корней в *мм* Сумма в *мм*	Длина всех корней в *мм*	Число черенков без корней	Загнившие черенки
Верхушечные черенки	Контр.	25	24	148	552	596	1	—
	$^1/_2$ ч.	25	25	298	992	1078	0	0
	1 ч.	25	24	274	864	1010	0	1
	$1^1/_2$ ч.	25	23	174	816	942	1	1
	2 ч.	25	14	112	460	542	0	11
Срединные черенки	Контр.	25	24	170	852	942	1	—
	$^1/_2$ ч.	25	25	318	1334	1450	0	0
	1 ч.	25	25	288	1268	1520	0	0
	$1^1/_2$ ч.	25	25	334	1104	1214	0	0
	2 ч.	25	24	306	818	952	0	1

вопроса о влиянии этих лучей на черенки яблонь. С этою целью были взяты так же как у ивы верхушечные и срединные черенки двух сортов яблонь „Антоновка“ и Мичуринский сорт „Бельфлер-Китайка“ по 25 штук каждого сорта и положения. Облучение производилось $^1/_2$ ч., 1, $1^1/_2$ и 2 ч. на расстоянии 15 *см* от лампы. Высаженные в песок и помещенные в оранжерее черенки через $2^1/_2$ месяца не образовали каллюса, и не было замечено зачатков корневой системы. Уменьшение дозы эффекта не дало.

С целью изучения влияния ультрафиолетовых лучей на рост взрослого винограда из питомника были взяты одногодовалые побеги сорта „Русский Конкорд“. Тщательно выкопанные растения были пересажены в ящики и помещены для оправления от возможных повреждений на веранде в тени. Через 8 дней, в течение которых никаких ненормальностей у высаженных растений не наблюдалось, было произведено облучение. Расстояние от лампы до верхушки побега 15 *см*. Так же как и в предыдущих опытах, облучение производилось ртутной дугой без экранов в комнате с рассеянным светом при 19° С. Во время облучения температура около верхушки побега постепенно поднималась и достигала после 2 часов облучения 28° С.

Перед облучением была измерена длина побега, учтено количество листьев. Экспозиция 10, 30, 60 и 120 мин.; наблюдения производились около $2^1/_2$ мес. до опадения листьев. Все опытные растения и контроль были помещены в одинаковых температурных и световых условиях на веранде. Цифровой материал приводится как средний из двух повторностей.

Прирост облученного побега за 10 дней после облучения:

контроль	10 мин.	30 мин.	60 мин.	120 мин.
9 *см*	8 *см*	8 *см* ;	7 *см*	20 *см*

В следующие два месяца прирост выразился следующими цифрами:

контроль	10 мин.	30 мин.	60 мин.	120 мин.
32 *см*	8 *см*	11 *см*	3 *см*	1 *см*

Таким образом экспозиции в 10, 30 и 60 мин. в первые десять дней сколько-нибудь заметного эффекта не дали, экспозиция же в 120 мин. в значительной степени стимулировала рост.

В дальнейшем картина получилась совершенно иная: при всех экспозициях наблюдалось торможение роста и особенно сильное при облучении 120 мин.; можно сказать безошибочно, что рост при этой экспозиции прекратился, что и должно быть, так как через 10 дней у растений, облученных 60 и 120 мин., верхушечная часть побега начала завядать и через день-два засохла; при более низких экспозициях этого явления заметно не было.

Что касается листьев, то при экспозициях 10 и 30 мин. повреждений не наблюдалось; при 60 мин. через 10 дней после облучения началось побурение и засыхание листьев в верхней части побега; погибли 25% общего количества листьев; при 120 мин. — 37%. Общее пожелтение листьев перед опадением у растений, экспонированных ультрафиолетовыми лучами 60 и 120 мин., произошло значительно раньше по сравнению с контролем и побегами, облученными 30 и 60 мин.; опадение листьев у облученных 60 мин. началось на 9 дней раньше, а у облученных 120 мин. на 24 дня, причем у последних листья в нижней части побега имели не желтый, а бурый цвет.

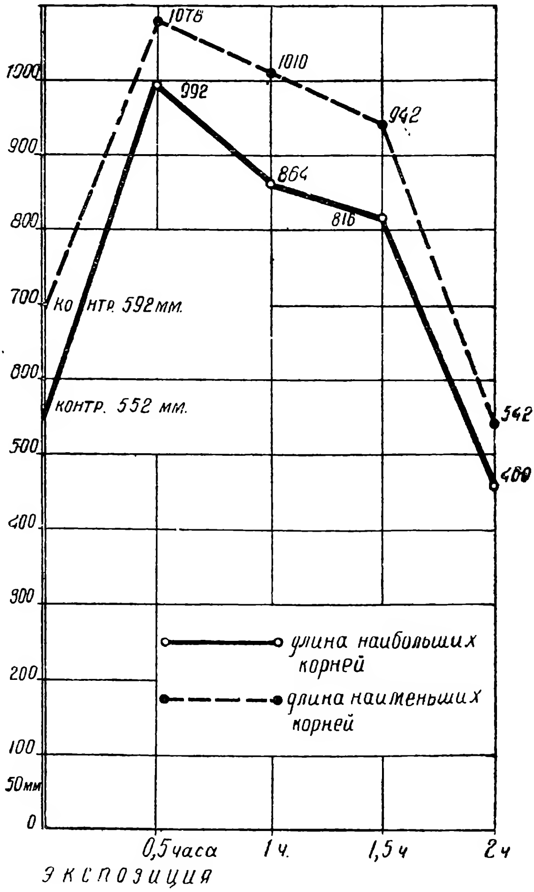


Рис. 1.

Кривые корнеобразования верхушечных черенков ивы под влиянием ультрафиолетовых лучей.

Для полноты картины необходимо было бы сделать цитологические и анатомические исследования, но за недостатком времени пришлось отложить их на будущее при повторении и расширении опытов. На основе произведенного эксперимента можно определенно сказать, что ультрафиолетовая часть спектра, излучаемая ртутно-кварцевой лампой, действует тормозяще на рост винограда при экспозициях, начиная с 10 мин., а возможно и ниже, причем при экспозициях в 60 и 120 мин. — влияние разрушающее; дальнейший рост совершенно приостанавливается. Вредное действие сказывается не сразу после облучения, а спустя 10 дней; в первые же дни наблюдается у побегов винограда при 120 мин. экспозиции сильная стимуляция. Как всякий раздражающий фактор, ультрафиолетовые лучи вначале дают подъем жизнедеятельности, сводящийся затем к полному упадку при продолжительном облучении. Совершенно непонятно, почему для первоначальной стимуляции необходима экспозиция в течение продолжительного времени, 10, 30, и 60 мин. эффекта не дают. Этот вопрос, а также и многие другие, в том числе и влияние ультрафиолетовых лучей на биохимические процессы, происходящие при облучении в растениях, нуждаются в дальнейшем исследовании.

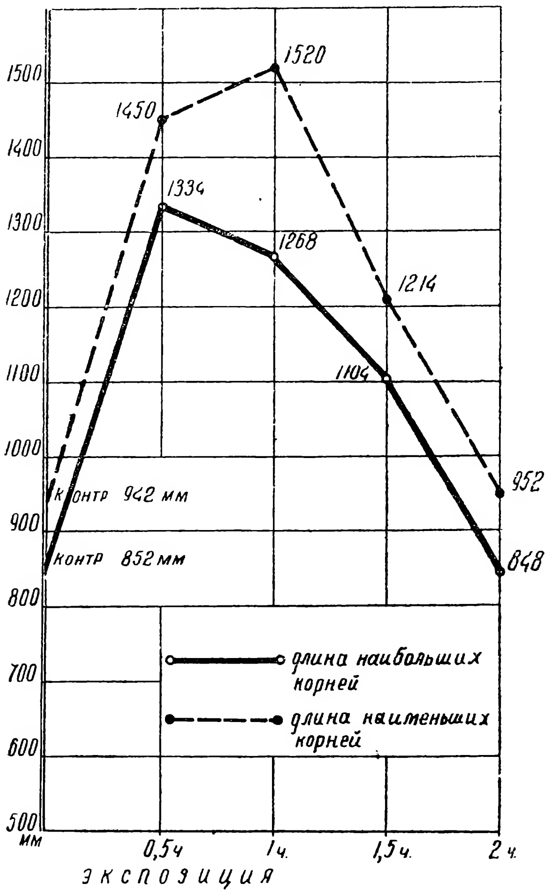


Рис. 2.

Кривые корнеобразования срединных черенков ивы под влиянием ультрафиолетовых лучей.

Влияние на анатомическую структуру

Глубина проникновения ультрафиолетовых лучей сравнительно незначительна и потому трудно ожидать, чтобы они могли каким-либо образом влиять на глубоколежащие ткани. Возможно, что химические изменения, вызванные облучением в поверхностных клетках, могут влиять на глубоколежащие клетки, но доказательств этого пока мы не имеем. Пфейффер (Pfeiffer, 110) сообщает, что растения, выросшие на дневном свете под Noviol „O“ стеклом, которое исключает всю ультрафиолетовую часть спектра, были менее мощны, менее крепки и более водянисты, чем выросшие под стеклом Corex, которое пропускает все ультрафиолетовые лучи солнечной радиации. Сделать какие-либо заключения об изменении анатомической структуры из наблюдений Пфейффера нельзя, так как диаметр и высота стеблей, свежий и сухой вес, процент влажности и химические изменения не могут служить критерием для суждения об анатомических отличиях. Поппом (115) разницы установлено не было. Индивидуальные колебания в анатомическом строении значительно затрудняют подбор подходящего и сравнимого материала.

Делф, Ритсон и Вестбрук (Delf, Ritson and Westbrook, 38), изучая воздействие излучения неэкранированной ртутной лампы на листья, установили, что кроме смертельного действия на эпидермальные клетки, они наблюдали уменьшение толщины листьев, более компактную палисадную и губчатую ткань и уменьшение механической ткани. Елтинджж (43) эти опыты были повторены, но с экранами vita glass или quartzlite glass, и сколько-нибудь заметного эффекта им не констатировано.

Дэйн (Dane, 33) описала влияние лучей, полученных от неэкранированной дуги на стебли сои. Стебли облученных растений были в полтора раза толще, чем у контрольных; количество сердцевинных лучей было уменьшено; клетки меристематической ткани не потеряли способности к делению у облученных растений более долгий срок по сравнению с контролем. В то время как клетки сердцевинных лучей при обычных условиях оставались паренхиматозными, у облученных они развивались в ксилему и флоэму; стебли облученных растений делались пустыми.

Автором не был учтен сортовый состав опытных растений, не была достаточно проверена идентичность всех прочих условий опыта, и потому нет достаточных оснований приписывать полученные эффекты исключительно воздействию ультрафиолетовых лучей.

Заканчивая обзор указанных работ, необходимо отметить, что первые вехи поставлены, нужна дальнейшая подробная разработка вопроса, чтобы вынести окончательное решение о влиянии ультрафиолетовой части спектра на анатомическую структуру растений.

Действие на стебли

Клюйвер (78) изучал действие ультрафиолетовых лучей на молодые проростки *Phaseolus multiflorus*. Проростки имели 12 *см* высоты и облучались в течение 6 час. на расстоянии 30 *см* от ртутно-серебряной кварцевой лампы. Вредное влияние сказалось прежде всего в появлении коричневой окраски на тех сторонах стеблей, которые были прямо направлены к источнику света, и затем на другой стороне стеблей часто появлялись слабо кислые капельки инфильтрированного клеточного сока из отмерших тканей. Поперечный разрез показал, что в этом случае отмерли четыре слоя клеток.

Клюйвером была также изучена глубина проникновения ультрафиолетовых лучей в зависимости от продолжительности облучения. Стебли проростков с уже образовавшейся первичной древесиной облучались 30 часов. Стебли показали глубококоричневую окраску на облученной стороне, но рост продолжался беспрепятственно далее.

На поперечном разрезе растений, обработанных подобным образом, было видно, что все кольца до сосудов древесины на облученной стороне были сморщены. Было проверено, насколько влияют лучи на сосуды древесины, и установлено, что красная окраска с флороглюцином и соляной кислотой на необлученной стороне интенсивнее, чем на других.

Микроскопическое исследование облученных на расстоянии 40 *см* от лампы в течение 5 час. стеблей молодых проростков *Zea mais* показало, что эпидермис и от трех до пяти непосредственно прилегающих к нему слоев сморщились и отмерли. Теневая сторона была совершенно свежа.

Имеющие хорошо развитую кутикулу стебли *Hedera helix* при микроскопическом изучении после облучения показали ясное коричневение на облученной стороне, эпидермальные клетки отмерли, и внутреннее содержимое приобрело коричневый цвет.

Действие ультрафиолетовых лучей на корни

Исследование влияния на корневую систему не прибавило ничего нового. Облучение Клюйвером производилось под водой, дабы предотвратить испарение и недостаток влажности. Курмон и Ножье показали хорошую проницаемость воды для ультрафиолетовых лучей.

Исследование Тиана (Tian) показало, что при воздействии ультрафиолетовых лучей в воде образуется небольшое количество перекиси водорода, но эта величина настолько мала, что не может вызвать бактерицидного влияния.

У облученных корней *Zea mais* отмерли волоски и самый наружный слой, глубоко идущих повреждений никогда не наблюдалось. Корешки превосходно росли дальше. Через день после облучения зачастую замечалось образование антоциана как на облученной стороне, так главным образом на защищенных местах. Антоциан находился в глубоколежащих слоях. У корешков *Cucurbita pepo* отмирание наружного слоя клеток очень ясно.

Наблюдения над растениями, выросшими под специальными стеклами, пропускающими ультрафиолетовые лучи

Область ультрафиолетовой части спектра от 290 до 313 μμ не пропускается обыкновенным оконным стеклом, а между тем она важна по мнению многих исследователей для нормального развития и состояния здоровья высших животных, и потому вполне естественно возник вопрос об изготовлении ряда стекол, пропускающих ультрафиолетовые лучи. Англичанами были изготовлены различные „Corning glass“ и „vita glass“. У немцев также известно большое количество стекол, имеющих самые разнообразные названия, как то: Uviol-Glass Шотта и К° (Schott u. Genossen) U-Glass, Ultraviolet-Glass, Ufau, Ultra, Brephos, Ultravit, Sendlinger, Bios и Sanalux. Uviol было найдено проводящим более высокий процент ультрафиолетовых лучей по сравнению с другими.

Все новые стекла значительно отличаются друг от друга способностью проводить ультрафиолетовые лучи и притом некоторые из них соляризируются, и часть их проводимости теряется. Соляризация много больше, когда стекло употребляется для искусственного света ртутной лампы, чем для обычного солнечного света.

К сожалению, стекла не только отличаются в степени прохождения ультрафиолетовых лучей, но также различные стекла совершенно неодинаково пропускают видимую часть спектра, а главным образом инфракрасные лучи. Последнее обстоятельство, как известно, вызывает разность температуры под различными стеклами. Поэтому полученные с упомянутыми стеклами результаты не могут быть целиком отнесены за счет ультрафиолетовых лучей, но должны быть приписаны также и общей проводимости употребленных стекол.

Во многих проделанных с указанными стеклами экспериментах не были достаточно точно контролированы все прочие условия, кроме облучения, и потому полученные результаты не особенно убедительны. В иных случаях употреблялось слишком мало опытных растений, в иных был недостаток повторности, а если она и была, то очень часто результаты получались разноречивые. Большинство опытов ставилось для практических целей владельцами оранжерей, садоводами, цветоводами без надлежащего научного подхода, и их нужно рассматривать как первую попытку подойти к разрешению вопроса. Наиболее тщательные исследования за последнее время были произведены Институтом Boyce Thompson'а. Несколько видов цветущих растений были выращены под „Uviol“ стеклом, проводящим до 80% крайней ультрафиолетовой части солнечного спектра; разницы в росте, времени цветения и количестве цветов не наблюдалось по сравнению с растениями тех же видов, выросшими под обычными оранжерейными стеклами.

Осмун (Osmun, 107) получил благоприятные результаты для салата и редиски, выращенных под „vita glass“, но те же растения при повторении опытов на следующий год дали противоположные результаты. Первый год редис, культивированный под „vita glass“, дал прибыль на 71% в весе всего растения и на 124% в весе корнеплодов по сравнению с растениями под обычным стеклом. Точно так же салат под „vita glass“ превосходил на 76% в весе и образовывал более компактные головки. На следующий год редис дал в среднем на 10% меньше в весе под „vita glass“ по сравнению с обычным стеклом в одном опыте и на 14% в другом. Салат под обычным стеклом на второй год превзошел выросший под „vita glass“ на 3%.

Тотингэм и Мур (Tottingham and Moore, 169) сообщают об исследованиях в этом направлении на Висконзинской агрономической станции. В одном случае было взято небольшое число экземпляров двенадцати различных видов растений и выращено под „vita glass“ в течение нескольких недель; контроль был под обыкновенным стеклом. Сравнение производилось в величине роста, сухом весе, а кроме того произведен химический анализ опытных и контрольных растений. Каких-либо благоприятных результатов в большинстве случаев получено не было, а если они и получались, то авторы исследований склонны скорее всего отнести их к большей интенсивности радиации под „vita glass“, а кроме того „vita glass“ пропускает много инфракрасных лучей, что, конечно, также могло оказать свое влияние.

Наиболее достоверные результаты были получены относительно увеличения липоидов у растений, выросших под „vita glass“. В пяти из шести опытов эфирный экстракт из этих растений дал небольшое понижение или же равную величину липоидов по сравнению с растениями под обычным стеклом. В одиннадцати случаях получилось небольшое повышение процента под „vita glass“. В другой статье, озаглавленной „Are Leaf Lipides Responsive to Solar Radiation“ отмечается высокий процент липоидов для томатов, выросших под „vita glass“.

Хотя процент повышения невелик, все же он получался во многих случаях и указывает на эффект „vita glass“. Несомненно в виду выше отмеченных недостатков указанного стекла, эффект не может быть целиком отнесен к полосе спектра от 290 до 310 μμ.

В Англии было проделано большое количество опытов с „vita glass“, но все они страдают отсутствием надлежащего контроля за прочими условиями.

Обстоятельная работа по этому вопросу была сделана в Швеции Лампрехтом (Lamprecht, 84). Он изучал растения, выросшие под „Helasan glass“, которое проводит около 50% солнечной радиации от 290 до 310 μμ, несколько больший процент ультрафиолетовых лучей, чем „vita glass“, но не такой высокий, как „Uviol-Glass“. Растения были тщательно пересажены, окружающие условия, насколько возможно, уравнивались; стекла в опытной и контрольной теплицах были взяты одинаковыми по толщине с целью избежать разницы в интенсивности света. Для каждого опыта бралось не менее 40 растений, и каждая серия опытов повторялась несколько раз. Результаты обработаны статистически и возможные ошибки учтены. Определялся свежий и сухой вес и сделаны были химические анализы. Одна серия опытных растений пастернака и редиса в отношении урожая корнеплодов дала совершенно одинаковые результаты. Две серии салата не дали значительной разницы в свежем и сухом весе под обычным типом стекла, под „Helasan glass“ сухой вес несколько повысился. Две серии шпината дали результаты, подобные тем, которые получены с салатом.

На основе этих экспериментов возможно установить небольшое увеличение сухого веса под влиянием ультрафиолетовой полосы солнечного спектра, но все же для окончательного решения вопроса нужны дальнейшие исследования. Для практических целей, по мнению Лампрехта, стекло „Helasan“ не имеет большого значения.

Заключая обзор исследований, касающихся выращивания растений под стеклами, пропускающими ультрафиолетовые лучи, нужно сказать, что из многих сообщений только небольшая часть указывает на благоприятные результаты, и то сомнительные. Другие трактуют или о противоречивых результатах, в большинстве случаев неповторимых, или слегка благоприятных, или же безразличных. Некоторые приписывают полученные положительные или отрицательные эффекты повышению температуры под специальными стеклами. Наиболее тщательно проведенные эксперименты разницы не дают.

Заключение

Несмотря на большое количество исследований, касающихся влияния ультрафиолетовых лучей на высшие растения, все же до настоящего времени мы имеем только более или менее полную картину о разрушительном их действии. Многие опыты проводились без достаточного научного подхода с целью получить быстрый эффект. В большинстве работ недостает количественного учета облучения, а между тем накапливание количественных данных поможет отыскать физические и химические объяснения действия ультрафиолетовых лучей на живые клетки. Недостаток количественных измерений спектральных качеств источника радиации составляет слабый пункт многих исследований, и потому почти невозможно установить какие-либо соотношения или объяснить полученные результаты.

Проблема несомненно чрезвычайно сложная, требующая подбора исключительно доброкачественного опытного материала, соблюдения одинаковых условий как по отношению к опытным растениям, так и к контролю. Важно как при облучении ультрафиолетовыми лучами, так и при дальнейшем росте растений вести учет и выравнивать в опытах и контроле инфракрасную радиацию. Во многих исследованиях не измерялась полная радиация, проходимость экранов для тех или других лучей, не были получены спектрограммы радиации. Очень немногие авторы измеряли общую энергию или распределение ее в ультрафиолетовой части спектра, которым они пользовались при своих опытах. Помимо указанного не менее важно знать, как изучаемые растения или части их поглощают различные части спектра и на каком протяжении. Возможно, что фотохимические реакции в растениях могут быть значительно ускорены в относительно близких областях спектра, сильно абсорбируемыми этими растениями, в то время как сравнительно высокая интенсивность в части спектра слабо или совсем не поглощаемого могут не дать ускорения реакций.

В заключение считаю необходимым поблагодарить администрацию Селекционно-генетической станции им. И. В. Мичурина за возможность провести в ее лаборатории и с помощью персонала станции указанные в статье предварительные опыты по облучению семян яблони, черенков ивы и яблони и побегов взрослого винограда.

Литература

1. Agulhon H. Action de la lumière sur les diastases. Ann. Inst. Pasteur 26 : 38—47. 1912.—2. Anonymous. Kulturversuche unter Glassorten, die ultravioletten Strahlen durchlassen, Brephosglas und Ultravitglas. Veröffentl. Landwirtschaftsk. Rheinprov. n.s. 18 : 49—50. 1930. — 3. Anonymous. Vitaglass tests (Westfield College). Gard. Chron. 83 : 462. 1928.—4. Anonymous. The effect of ultraviolet irradiation upon the basic metabolism of plants. Michigan Agr. Exp. Sta. Bienn. Rep. 1929—1930, pp. 16—17. — 5. Anonymous. Note on development of color in apples. Exp. Sta. Rec. 66 : 799. 1932. — 6. Arthur John and John M. Newell. The killing of plants tissue and the inactivation of tabacco mosaic virus by ultraviolet radiation. Amer. Journ. Bot. 16 : 338—353. 1929 (Also in Contr. Boyce Thompson Inst. 2 : 143—158. 1929). — 7. Bailey L. H. Electricity and plant growing. Mass. Hort. Soc. Trans. 1894: 1—28. 1894. — 8. Bailey L. H. Some preliminary studies on the influence of the electric arc. light upon greenhouse plants. Cornell. Agr. Exp. Sta. Bull. 30 : 83—122. 1891. – 9. Bailey L. H. Second report on electrohorticulture. Cornell. Agr. Exp. Sta. Bull. 42 : 133—146. 1892. – 10. Barr C. E. and W. T. Bovie. Ultra-violet cytolysis of protoplasm. Journ. Morph. 33 : 295—300. 1923. — 11. Beauverie J. and Cornet P. Action des rayons ultra-violets sur la structure cellulaire dans la feuille et le bourgeon d'*Elodea canadensis*. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris 102 : 775—777. 1929. — 12. Beeskow Herbert C. Some physiological reactions of ultra-violet rays upon plants. Ip. Amer. Soc. Plant. Physiol. Absts. papers 4-th Ann. meeting. Nashville. Tenn. Dec. 1927. — 13. Berthelot D. and Gaudechon H. Photolysis of sugars by ultra-violet radiation. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, 155 : 831—833, 1016—1018, 1153—1156, 1506 — 1509, 156 : 468—470. — 14. Bierry H., Henri V. and Reno A. Inversion du saccharose par les rayons ultraviolets. Compt. Rend. Acad. Sci. 155—1151. — 15. Bierry H., Henri V. and Ranc A. Action des rayons ultra-violets sur certains hydrates de carbone Compt. Rend. Acad. Sci. 151 : 316. 1910. — 16. Bonnier G. Influence de la lumière électrique continuée sur la forme et la structure des plantes. Rev. Gén. Bot. 7 : 24, 289, 332, 409, 1825. — 17. Bovie W. T. A preliminary note on the coagulation of proteins by ultraviolet light. Science, 11. 37 : 24—25. 1913. — 18. Bovie W. T. The action of Schuman rays on living organism. Bot. Gaz. 61 : 1—29. 1916. — 19. Bovie W. T. and G. A. Daland. New experiments on the sensitization of protoplasm to heat by exposure to light of short wave-length. Am Journ. Physiol. 66 : 55—66. 1923. — 20. Bucholtz A E. The effect of monochromatic ultraviolet light of measures intensities on behavior of plant cells. Ann. Missouri Bot. Gard. 18 : 489—508. — 21. Burge W. E. The mode of action of ultraviolet radiation in producing sterilisation. Journ. Frank. Inst. 182 : 264—2265. 1916.— 22. Burge W. E. The action of ultra-violet radiation in killing living cells such as bacteria. Am. Journ. Physiol. 43 : 429—432. 1917. — 23. Burge W. E., Tischer W. R. and Neill A. J. The destruction of hormones, proenzymes and enzymes by ultra-violet radiation. Am. Journ. Physiol. 40 : 426 : 432. 1916. — 24. Calabek J. Ultra-violet rays and the swelling of agar-agar. Protoplasma 3 : 17—40. 1927. — 25. Carl W. Über den Einfluss des Quecksilberdampflichtes auf die Keimung und das erste Wachstum von Pflanzen. Beitr. z. Biol. d. Pfl. 12, p. 435.—1914. — 26. Chauchard and Mazoue B. Action des rayons ultraviolets sur l'amylase, l'invertine et mélange de ces deux diastases. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris 152 : 1709—1713. 1911. — 27. Chick Harriette and Margaret Honora Roscoe. The anti-rachitic value of fresh spinach. Biochem Journ. 20 : 137—152. 1926. — 28. Cluzet J. et Kofman T. Action des rayons ultraviolets, seuls ou associés aux rayons X, sur la germination. Comp. Rend. Soc. Biol. Paris 101 : 820—821. 1929. — 29. Coblentz W. W. and H. R. Tulton. A radiometric investigation of the germicidal action of ultra-violet radiation. Bur. Stand. Sci. Paper 495. 1924. — 30. Coblentz W. W. and H. Kahler. A new spectropyrheliometer and measurements of the component radiations from the sun and from a quartz mercury vapor lamp. Bur. Stand Sci. Paper. 378. 1920. — 31. Colla Silvia. Action of ultra-violet rays on etiolated plants. Bull. Soc. Ital. Biol. Sperim. 2(7) 724—726. 1927. — 32. Colman J. Vita glass. Gard. Chron. 81 : 237. 1927. — 33. Dane H. Rebecca. The effect of ultra-violet radiation upon soybeans. Science, N. S. 65 : 80. 1927. — 34. Dangeard. Recherches sur la pénétration des rayons violets et ultra-violets en travers des divers organes de la plante. Bull. Soc. Bot. France. 61 : 99 — 103. 1914. Compt. Rend. 158, p. 369. 1914.—35. De Candolle C.

Etude de l'action des rayons ultraviolets sur la formation des fleurs. Arch. Sci. Phys. et Nat. Genève. 28:265—277. 1892. — 36. Dehèrain P. P. Expériences sur l'influence qu'exerce la lumière électrique sur le developpement des végétaux. Ann. Agronomiques 7:551—575. 1881. — 37. Delf E. M. Influence of ultra-violet light on plants. Biol. Rev. and Biolog. Proc. Cambridge Phil. Soc. 3:261—269. 1928. — 38. Delf E. M., K. Ritson and A. Westbrook. The effect on plants of radiations from a quartz mercury vapor lamp. Brit. Journ. Exp. Biol. 5:138—154. 1927. — 39. Detwiler S. B. The effect of ultra-violet light on the germination of seeds and growth of seedlings of *Ribes rotundifolium* Michx. Journ. Forestry. 29:131—133. 1931.—40. Dhere C. and De Rogowski W. Sur l'absorption des rayons ultra-violets par les chlorophylles *a* et *b* et par la chlorophylle crystalline. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris. 155:653—656. 1912. — 41. Dix W. Vegetationsversuche mit ultraviolette Strahlen durchlässigem Glas. Gartenbauwiss 2:365—368. 1929. — 41a. Downes A. and Blunt T. P. Researches on the effect of light upon bacterid and other organisms Ray. Soc. London Proc. 26:488—503. 1877. — 42. Ellis C. and A. A. Wells. The chemical action of ultra-violet rays. 247 p. New-York 1925.—43. Eltinge Ethel Taber. The effect of ultra-violet radiation upon higher plants. Ann. Missouri Bot. Gard. 15 (2): 169—240. 13 pl. 1928. — 44. English S. Loss of ultraviolet transparency in glasses. Nature 125:85. 1930.—45. Euler H. and Ohlsen H. Inversion of sucrose by ultraviolet light. Journ. Chim. Phys. 9:416—422. 1912.—46. Frank G. Das mitogenetische Reizminimum und maximum und die Wellenlange mitogenetischer Strahlen. Biolog. Zentralbl. 49:129—141. 1929. — 47. Fuller H. J. Some effects of ultraviolet radiation upon plant enzymes. An Journ. Bot. 18:895. 1931. — 48. Fuller H. J. Injurious effects of ultra-violet radiation and infra red radiations on plants. Ann. Missouri Bot. Gard. 19:79—86. 1932.—49. Fuller H. J. Stimulatory effects of ultraviolet radiation upon higher plants. Science 11. 72:535—536. 1930. — 50. Fuller Harry J. Stimulatory effects of radiation from a quartz mercury vapor arc upon higher plants. Ann. Missouri Bot. Gard. 18:17—40. 1931. — 51. Gates F. L. A study of the bactericidal action of ultra-violet light. I. The reaction to monochromatic radiation. Journ. Gen. Physiol. 13:228—246. 1929. — 52. Gates F. L. The effect of various environmental factors and conditions. Journ. Gen. Physiol. 13:249—260. 1929. — 53. Gates F. L. On nuclear derivatives and the letal action of ultra-violet light. Science, N. S. 66:479—480. 1928. — 54. Gates F. L. The absorption of ultra-violet light by bacteria. Journ. Gen. Physiol. 14:32—42. 1930.—55. Gentner G. Über die Verwendbarkeit von ultravioletten Strahlen bei der Samenprüfung. Prakt. Blätt. Pflanzenb. u. Pflanzensch. 28:166—172. 1928.—56. Goldblatt H. and Silva S. S. The relation between the growthpromoting and anti-rachitic functions of certain substances. Lancet 2:647—649. 1933. — 57. Graham R. H. D. and Stewart L. B. Experiments with vita glass. Trans. Bot. Soc. Edinburgh. 30:212—215. 1930. — 58. Green R. On the action of light on diastase and its biological significanse. Roy. Soc. London. Phil. Trans. 1888:167—190. 1897. — 59. Grossman M. 3-Jahre Kakteen im ultravioletten Licht. Monatsh. Deutsch. Kakteen-Gesell. 3:145—148. 1931. — 60. Guthrie Jonnu. Effect of environmental conditions on the chloroplast pigments. Amer. Journ. Bot. 16:716—746. 1929. (Also in Contrib. Boyce Thompson Inst. 2:220—250. 1929). — 61. Harris F. J. and Hoyt H. S. The possible origin of toxicity of ultraviolet light. Science II. 46:318—320. 1917. — 62. Hellorunn and Kathryn Daucherty. The action of ultraviolet rays on Amoeba protoplasm. Protoplasma, Band XVIII, Heft 4. Mai 1933. — 63. Henri V. Comparaison de l'action des rayons ultra-violets sur les organismes avec les reactions photochemiques simples et complèxes. Soc. Biol. Compt. Rend. 73:323—325. 1912. — 64. Henri V. Mme et M. Variation du pouvoir abiotique des rayons ultraviolets avec leur longueur d'onde. Comp. Rend. Acad. Paris. 155:315—318. 1912. — 65. Herold H. Versuche mit ultraviolet-durchlässigem Glas. Gartenw. 33:229—230. 1929. — 66. Hertel E. Über physiologische Wirkung von Strahlen verschiedener Wellenlänge Zeitschr. f. allgem. Physiol. 5:95—122. 1905. — 67. Hertel K. Über den Gehalt verschiedener Spectralbezirke an physiologisch wirksamer Energie. Zeits. Physiol. u. Therapie 10. 1906—1907. — 68. Hess A. The newer knowledge of the physiological action of ultra-violet rays. Am. Phil. Soc. Proc. 65:202—206. 1926. — 69. Hey D. J. and Carter J. E. The effect of ultraviolet light radiations on the vegetative growth of wheat seedlings and their infection by *Erysiphe graminis*. Phytopath. 21:695—699. 1931. — 70. Hill L. Measurement of the biologically active ultra-violet rays of sunlight. Roy. Soc. London. Proc. B:102:119—128. — 71. Hill L. and Eidenow A. The biological action of light. The influence of temperature. Roy. Soc. London. Proc. B. 95:163—180. 1923. — 72. Higgins G. M. and Sheard C. Germination and growth of seeds as dependent upon selective irradiation. Plant Physiol. 2:325—335. 1927. — 73. Jacobi G. Untersuchungen über die Wirkung des ultravioletten Lichtes auf Keimung und Wachstum. Beit. Biol. Pflanz. Cohn. 16:405—464. 1928. — 74. Kache P. and others. Ultraviolette Strahlen als Hilfsmittel im Gartenbau. Gartenzeit. Oesterr. Gartenb.-Ges. Wien. 1928:129—134. 1928. — 75. Kew Gardens. Experiments with vita glass. Gard. Chron. 81:314. 1927. — 76. Kimball H. H. Energy distribution in the visible spectrum on sunlight and skylight. Mo. Weather. Rev. 53:112—115. 1925. — 77. Kimball H. H. Records of total solar radiation intensity and their relation to day-

light intensity. Mo. Weather Rev. 52 : 473—479. 1924. — 78. Kluyver A. J. Boebachtungen über die Einwirkung von ultravioletten Strahlen auf höhere Pflanzen. K. Akad. Wiss. Wien. Sitzungsber. 120 : 1137—1170. 1911. — 79. Kluyver A. J. Beobachtungen über die Einwirkung von ultravioletten Strahlen auf höhere Pflanzen. Anz. K. Akad. Wiss. Wien. Math.-Nat. Kl. 48 : 485—487. 1912. — 80. Kluyver A. J. Ist man berechtigt, die mit dem ultravioletten Lichte der Herauslampe erzielten photochemischen Ergebnisse auf die bei der Pflanze im Sonnenlichte vor sich gehenden Prozesse ohne weiteres zu übertragen? Oesterr. Bot. Zeits. 63 : 49—51. 1913. — 81. Kniep H. and Minder F. Ueber den Einfluss verschiedenfarbigen Lichtes auf die Kohlensäureassimilation. Zeits. Bot. 1 : 619—650. 1909. — 82. Köhler A. Mikrophotographische Untersuchungen mit ultraviolettem Licht. Zschr. f. wiss. Mikr. 21, 1904. — 83. Lamprecht H. Die Bedeutung der ultravioletten Sonnenstrahlen für die Entwicklung einiger Pflanzen. Bot. Not. 1929 : 311—340. 1929. — 84. Lepeschkin W. W. Light and the permeability of protoplasm. Am. Journ. Bot. 17 : 953—970. 1930. — 85. Lipperheide C. Neuere Untersuchungen über den Einfluss der Electrizität auf Pflanzen. Angew. Bot. 9 : 561—625. 1927. — 86. Lojkin Mary. Some offects of ultraviolet rays on the vitamin D content of plants as compared with the direct irradiation of the animal. Contrib. Boyce Thompson Inst. 3 : 245—265. 1931. — 87. Lubimenko V. Action spécifique des rayons luminaux de diverses couleurs dans la photosynthèse. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris. 177 : 606—608. 1923. — 88. Luckiesch M. Ultra-violet radiation. pp. 1—258. New York 1927. — 89. Maddock O. Vita glass. Gard. Chron. 84 : 434. 1928. — 90. Macht D. I. W., T. Anderson and F. K. Bell. The penetration of ultra-violet rays into live animal tissue. Am. Med. Assoc. Journ. 90 : 161—165. 1928. — 91. Maquenne L. and Demoussy E. Influence des rayons ultra-violets sur la végétation des plantes vertes. Comp. Rend. Acad. Sci. 149 : 736—760, 1909. — 92. Maquenne L. and Demoussy E. Sur le noircissement des feuilles vertes. Compt. Rend. Acad. Sci. 149 : 957—961. 1909. — 93. Marshall A. L. and Knudson A. The formation of vitamine D by monochromatic light. Am. Chem. Soc. Journ. 52 : 2304—2314. 1930. — 94. Martin M. T. and Westbrook M. A. The influence of ultraviolet radiation upon some plants cells. Journ. Exp. Biol. 7 : 293—307. 1930. — 95. Mashimo T. A metod of invertigating the action of ultraviolet rays on bacteria. Kyoto Imp. Univ. Coll. Sci. Mem. 4 : 1—11. 1919. — 96. Masure M. P. The effect of ultraviolet radiation on growth and respiration of pea seeds, with notes on statistics. Bot. Gas. 93 : 21—41. 1932. — 97. McCrea A. The effect of ultraviolet light upon *Digitalis purpurea*. Science 11, 67 : 277—278. 1928. — 98. Mc Crea A. The effect upon *Digitalis purpurea* of radiation through solarized ultraviolet transmitting glass. Science 11, 69 : 628—629. 1929. — 99. McCrea A. Prolonged effect on *Digitalis purpurea* of exposure under ultraviolet transmitting glass. Science. 11, 71 : 346. 1930. — 100. McCrea A. Some physiological effects of radiation on plant life. Physical. Therapeuties. May 1931. — 101. Metzner P. Ueber das optische Verhalten der Pflanzengewebe im langwelligen ultravioletten Licht. Planta Archiv. Wiss. Bot. 10 : 281—313. 1930. — 102. Mezzadroli G. and Vareton E. A zione dei raggi ultravioletti sulla germinazione dei semi esull'accrescimento delle piante. Attc. R Accad. Naz. Lincei VI, Rend. I, Sci. Fis. Mat 1. Mat. 11 : 316—320. 1930. — 103. Nadson G. et G. Philippov. Action excitante des rayons ultraviolets sur le developpement des levures et des moisissures. Soc. Biol. Compt. Rend. 98 : 366—368. 1928. — 104. Nadson G. and Rochlin E. Sur la transformation des grains d'Amidon en cristaux d'oxalate de calcium dans les cellules végétales sous l'action des rayons ultraviolets. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. 99 : 131 — 133. 1928. — 105. Nadson D. et E. Rochline-Gleichgerwicht. Apparition des cristaux d'oxalate de calcium dans les cellules végétales sous l'influence de la radiation ultra-violette. Soc. Biol. Comp. Rend. 98 : 363—365. 1928. — 106. Nothmann-Zuckerkandl H. Stimulation of protoplasmic steaming by rays of different sorts. Ber. Deutsch. Bot. Gesell. 33 : 301—313. 1915. — 107. Osmun A. V. Influence of light quality on plant growth. Massachusetts Agr. Exp. Sta. Bull. 260 : 344. 1930. — 108. Osmun A. V. Influence of light quality on plant growth. Ibid. Bull. 271 : 247. 1931. — 109. Paine S. G. Blackening of leaves of *Aucuba japonica*. Abs. in Rep. British. Assoc. Adv. Sci. 1912 : 439—440. 1912. — 110. Pfeiffer N. Anatomical study of plants grown under glasses transmitting light of various ranges of wave length. Bot. Gaz. 85 : 427 : 436. 1928. — 111. Pilkington G. L. Effect of vita glass on plants. Gard. Ullus. 52 : 246. 1930. — 112. Pires de Lima A. Action des rayons ultra-violets, de quelques colorants et de quelques alcaloïdes sur la germination du seigle. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. 105 : 493—495. 1930. — 113. Popoff M. Die Zellstimulation. Ihre Anwendung in der Pflanzenzüchtung und Medizin, p. 307—310. Berlin. Paul Parey. 1931. — 114. Popp H. W. The chemical action of ultraviolet rays. New York 1925. — 115. Popp H. W. Effect of light intensity on growth of soybeans and its relation to the autocatalyst theory of growth. Bot. Gaz. 82 : 316—319. 1926. — 116. Popp H. W. A physiological study of the effect of light of various ranges of wave length on the growth of plants. Amer. Journ. Bot. 13 : 706—736. 1926. — 117. Popp H. W. and Brown F. Effect of ultra-violet rays upon radisch seeds and seedlings. Proc. Penn. Acad. Sci. 2 : 99. 1927—1928. — 118. Popp H. W. Is ultraviolet radiation stimylating to plants?. Am. Journ. Bot. 15 : 623. 1928. — 119. Pougnet J. Action

des rayons ultraviolets sur les plantes à coumarine et quelques plantes dont l'odeur provient de glucosides dédoublés. Compt. Rend. Acad. Sci. 151 :566—569. 1910.—120. Pougnet J. Action des rayons ultraviolets sur les gousses vertes de vanille. Compt. Rend. Acad. Sci. 152:1184. 1911. — 121. Raybaud L. Influence des radiations ultraviolettes sur la plantule. Rev. gen. de Bot. 25, p. 38. 1913. — 122. Ribaud L. Etude quantitative de l'absorption de la limière par la vapeur de brome dans l'ultraviolet. Comp. Rénd. Acad, Paris. 157:1065—1068. 1913. -- 123. Reinhold J. Frühsalatkultur unter Ultraviolettglassorten. Obst. u. Gemüseb. 75:106—107. 1929.—124. Reinhold J. and Schmidt M. Versuche mit verschiedenen Glassorten im Frühgemüsebau. Gartenbauwissenschaft 3:301—330. 1929. — 125. Reiter J. and Carbor D. Zellteilung und Strahlung. Sonderh. d. Wiss. Veröf. d. Siemens-Konzern. Berlin 1928. — 126. Roeder W. von. Die Verglasung mit Uviolglas. Monats. Deutsch. Kakteen-Gessel. 2:35—37. 1930.—127. Rosenheim O. Biochemical changes due to environment. Biochem. Journ. 12:283—289. 1918. — 128. Rowlee W. W. The effect of electric light upon tissues of leaves. Proc. Soc. Prom. Agric. Sci. 1898:50—58. 1898. — 129. Russell N. K. Vita glass. Gard. Chron. 81:218. 1927. — 130. Russell F. 2-nd Russell W. K. Ultraviolet radiation and actinotherapy. Edinburgh. and Edition, p. 1—429. — 131. Sachs J. von. Über die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Blüthenbildung. Arb. Bot. Inst. Wurzburg. 3:3. 1887. — 132. Saleeby C. W. Growth of plants under vita glass. Gard. Chron. 81:452.1927. — 133. Sayre J. D. The development of chlorophyll in seedlings of different ranges of wave lengths of light. Plant Physiol. 3:71—77. 1928. — 134. Schanz F. Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung der Vegetation. Ber. Deutsch. Bot Gesell. 36:619—632. 1918. — 135. Schanz F, Wirkungen des Lichts verschiedener Wellenlänge auf die Pflanzen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 37:430—442. 1919. — 136. Schanz F. Concerning the effect of ultra-violet rays of day light on vegetation. Pflüger's Archiv. 181:229—248. 1920. — 137. Schmucker T. Ueber Assimilation der Kohlensäure in verschiedenen Spectralbezirken (Die Energieaufnahme als Quantenvorgang). Jahrb. Wiss. Bot. 73:824—852. 1930. — 138. Schroeter C. Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich, p. 627—631. 1908. — 139. Secrett F. A. Vita glass. Gard. Chron. 87:313. 1930. — 140. Senn G. Einfluss von Licht und Temperatur in den Alpen auf Physiologie und Anatomie d. Pflanzen. Verh. d. Klimatol. Tagung in Davos, p. 11. 1925. — 141. Shaw C. H. The possible role of light in relation to alpine plants. Science 11. 27:339 1908 — 142. Sheard C. and G. M. Higgins. The influence of selective and general radiations by a quartz mercury lamp upon germination and growth of seeds. Science N. S. 65:282—284. 1927. — 143. Sheard C. and Higgins G. M. The influence of selective and general irradiation by a quartz mercury arc lamp upon the germination and growth of seeds. Science. 11, 65: 282—284. 1927. — 144. Sheard C. and Higgins G. M. The influence of direct irradiation by a quartz mercucy arc lamp upon the germination and growth of certain seeds. Plant Physiol. 2:461—473. 1927. — 145. Sheard C., Higgins G. M. and Foster W. J. Germination of seeds, growth of plants and development of chlorophyll as influenced by selective solar irradiation. Science 11. 71:291—293. 1930. — 146. Sheard C. and Johnson A. F. Effects of infra-red, visible and ultraviolet irradiation on changes en electrical potentials and currents in plants. Science 11. 71:246—248. 1930. — 147. Shibata K., Kishida M. and Nagai J. Studies on the presence and physiological significance of flavone derivatives in plants. 1. Bot. Mag. Tokio. 29:118—132. 1915. — 148. Shibata K., Kishida M. and Nagai J. The chemical biology of alpine plants. Ibid. 29:301—318. 1915. — 149. Shibata K., Kishida M. and Nagai J. The flavone content of tropical plants. Ibid. 30: 149—178. 1916. — 150. Shibata K., Kishida M., Nagai J. The occurrence and physiological significance of flavone derivatives in plants, Journ. Biol. Chem. 28:93—108. 1916.— 151. Shirley H. L. The influence of light intensity and light quality upon the growth of plants. Am. Journ. Bot. 16:354—390. 1929. — 152. Shull C. A. and Lemon H. B. Pentration of seed coats by ultraviolet radiation. Bot. Gaz. 92:420—429. 1931. — 152a. Schulze J. Über die Einwirkung der Lichtstrahlen von 280 $\mu\mu$ Wellenlange auf Pflanzenzellen. Beih. Bot. Zentralbl. 25:30—80. 1909. — 153. Sibilia C. Azione dei raggi ultravioletti su piatine di lupino. Bull. Soc. Bot. Ital. 1925:160—164. 1925. — 154. Siemens C. W. On the influence of electric light upon vegetation and on certain physical principles involved. Proc. Roy. Soc. London. 30:210—219. 1880. — 155. Stewart W. D. and Arthur John M. Some effects of radiation from a quarts mercury vapor lamp upon the mineral composition of plants. Contrib. from Boyce Thompson Institute. Vol. 6, № 2, April—June 1934. 225—245. — 156. Stoklasa Julius, unter Mitwirkung von Emanuel Senet, Franz Stranak und W. Zdobnicky. Ueber den Einfluss der ultravioletten Strahlen auf die Vegetation. Centralbl. f. Bact. Abt. 2. 31:447—495. 1911. — 157. Stoclasa J. etc. Ueber den Einfluss der ultravioletton Strahlen auf die Vegetation. Centralbl. f. Bakt. Abt. 2, 31, p. 477, 1912.—158. Stoclasa J. and others. Ueber die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Vegetation. Biol.. Listy Bohemia, p. 81, sq. 1912. — 159. Stoclasa J. Ueber die Einwirkung der ultravioletten Strahlen auf die chlorophyllhaltige Zelle. Ztschr. Pflanzenkrankh. 24:193—204. 1914. — 160. Stoclasa A. Ueber die Bedeutung der Einwirkung der ultravioletten Strahlen auf die photochemische Synthese der Kohlenhydrate in der chlorophyllhaltigen Zelle. Zentralbl.

f. Bioch. und Biophys. 18:370. 1915. — 161. Takamine N. On the effect of ultraviolet rays upon nuclear divisions of plants. Bot. Mag. Tokyo 37:109:112. 1923. — 162. Tanner F. W. and E. Ryder. Action of ultra-violet light of yeastlike fungi. Bot. Gaz. 75: 309—317. 1923. — 163. Tessler. Expériences propres à développer les effects de la lumière sur certaines plantes. Histoire de l'Academie des Sciences de Paris, pp 133—156. 1783. — 164. Thomson R. Tomatoes under vita glass. Agr. Gaz. N. S. W. 39:586. 1928.— 165. Tincker M. A. H. Some experiments with ultra-violet ray glasses. Journ. Roy. Hort. Soc. 55:79—87. 1930. — 166. Tincker M. A. H. Experiments with ultra-violet ray glasses. II. Journ. Roy. Hort. Soc. 57:51—57, 1932. — 167. Tolomei G. Sopra l'azione della luce del magnesio sullo Sviluppo dei vegetali. Staz. Sper. Agr. Ital. 24:377 — 386. 1893. — 168. Tottingham W. E. Are leaf lipides responsive to solar radiation? Science 11. 75:223—224.1932.—169. Tottingham W. E. and Moore I. G. Horticultural investigations at Wisconsin. Wisconsin Agr Exp. Sta. Bull. 410:38. 1930.— 170. Tottingham W. E Some phases of plant development under vita glass. Journ. Agr. Res. 43:133—163. 1931.—171. Tshuhotine S. Sur le mecanisme de l'action des rayons ultraviolets sur la cellule. Inst Pasteur. Ann. 33:321—325. 1923.—172. Tsuji. Stimulation in growth of sugar cane and increase of percentage of sugar on exposure to ultra-violet rays. La Planter 60:413. 1918.—173. Ursprung A. Ueber die Starkebildung in Spectrum. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 35:44—69. 1917. — 174. Ursprung A. Ueber die Bedeutung der Wellenlänge für die Stärkebildung. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 36:86—100. 1918. — 175. Ursprung A. und G. Blum. Ueber die Schädigkeit ultravioletter Strahlen. Ber. d. deut. Bot. Ges. 35:385—402. 1917.—176. Valentin H. Ueber physiologische und chemische Versuche mit U-V-Strahlen durchlässigen Glässern sowie eine Methode zur Wertbestimmung derselben. Pharm. Ztg. 75:982—984. 995—998, 1005—1008. 1930. — 177. Warburg O. and Negelein E. Ueber den Einfluss der Wellenlänge auf den Energieumsatz bei der Kohlensäure-Assimilation. Zeits. physikalische Chemie. 106:191—218. 1923. — 178. Weinstein I. Quantitative biological effect of monochromatic ultra-violet light. Opt. Soc. Am. Journ. 20:433—456. 1930. — 179. Withrow R. B. Cellophane and gelatine filters for the ultra violet. Bull. Basic. Sci. Rec. Cincinnati 3:82:89. 1931. — 180. Withrow R. B. and Benedict H. M. Preliminary investigation of the growth promoting effect of selected ultra-violet radiations on plants. Bull. Basic. Sci. Res Cincinnati 3: 161—175. 1931.— 181. Wood A. R. and Leathwood M. N. Glasses transparent to ultra-violet radiation. Nature 124:441—442. 1929. — 182. Wood A. R. and Leathwood M. M. Glasses transparent to ultra-violet radiation. Nature 125:351. 1930. — 183. Wynd F. Lyle and Harry J. Fuller. Some effects of ultra-violet radiation upon the calcium and phosphorus content of higher plants. Ann. Missouri Bot. Gard. 18:565-572. 1931. — 184. Поплавский К. М. Влияние ультрафиолетовых лучей на прорастание семян. Сборн. „25 лет научно-педагог. и общ. деят. Б. А. Келлера“. — 185. Новиков В. А. и Гебер Э. Х. Индуцирование каучукообразования ультрафиолетовыми лучами. Доклады Академии наук СССР № 3, 1933.

ПОПРАВКИ:

К рис. 1 (стр. 437): точка „контроль 596 (а не 592) мм“ должна быть спущена по оси ординат на соответствующее место. Кривая — — — — изображает длину не „наименьших“, а „всех“ корней.

К рис. 2 (стр. 438): „Кривая — — — изображает длину не „наименьших“, а „всех“ корней.

ЛИЧНЫЕ ИЗВЕСТИЯ

Владимир Семенович Доктуровский

20 марта 1935 г. скончался выдающийся русский болотовед и знаток четвертичных отложений Владимир Семенович Доктуровский.

Неожиданная смерть вырвала его на 51-м году жизни, в полном расцвете сил, из кипучей работы.

Уже на втором курсе Московского университета В. С. определился как ботаник и как инициативный работник. В качестве секретаря студенческого „Кружка для исследования русской природы“ он организует естественно-исторические экспедиции студентов в 1905 г. в бывш. Минскую губ. и в 1906 г. — на Урал.

В. С. Доктуровский в 1929—1930 г.г.

В 1905 г. в 2-й книжке „Трудов“ кружка, вышедшей под его редакцией, появляется его первая научная работа, явившаяся результатом этих поездок. После годичного преподавания в средней школе в Одессе, В. С. работает в качестве ботаника Переселенческого управления в экспедициях в Амурскую область (в 1908 г. в бассейне р.р. Норы и Мамына, в 1909 г. в бассейне р. Тырмы), но уже в январе 1910 г. увольняется со службы по Переселенческому управлению за свои выступления, как печатные, так и на совещаниях и на собраниях научных обществ, в которых он подвергал резкой критике недобросовестную деятельность Переселенческого управления.

Районы исследований В. С. в Амурской области были сильно заболочены, но болота во время амурских экспедиций были не единственным объектом исследований В. С., и только в 1912 г. болота становятся основной задачей и темой исследований В. С., исследований, ведшихся затем с неутомимой энергией до самой его смерти.

Несмотря на огромную эрудицию, В. С. был отнюдь не „кабинетным ученым“.

Своими исследованиями он покрыл огромную площадь. Кроме вышеупомянутых районов, он работал также в Абхазии, в родной ему б. Херсонской губ. (он родился в семье преподавателя в г. Николаеве), в Полесье, в Швеции и Норвегии (1914), в бб. Черниговской, Уфимской, Петроградской, Московской, Тверской, Владимирской, Смоленской, Нижегородской, Вологодской, Архангельской, Костромской губерниях, в Закавказье, в Западной Сибири, в Барабинской степи и в окрестностях Тюмени, кроме того экскурсировал по Японии, Финляндии, Скандинавии, Чехо-Словакии и Польше.

В. С. Доктуровский изучал не только строение и динамику болот, но и был пионером применения у нас в Союзе пыльцевого анализа к изучению истории развития растительного покрова СССР в послеледниковый период.

Вслед за В. Н. Сукачевым он занимается изучением стратиграфии болот и „пограничным горизонтом“ в особенности.

В 1924 г. В. С. присуждается золотая медаль Географического общества за его работы по изучению торфяников.

Следя внимательно за заграничной литературой и будучи лично знаком с крупнейшими европейскими болотоведами, В. С. много содействовал тому, что советское болотоведение в настоящее время занимает одно из первых мест в мире как по широте охвата, так и по высоте его теоретического уровня.

В 1922 г. им опубликовано обстоятельное руководство по болотоведению „Болота и торфяники, развитие и строение их“ (Москва, 220 стр.). В нем впервые была дана на русском языке обстоятельная сводка русских и иностранных работ по вопросу о строении и возрасте торфяников. Книга эта послужила толчком для появления ряда работ по изучению путем пыльцевого анализа истории развития растительного покрова СССР в послеледниковую эпоху.

Всего за период с 1905 по 1934 г. В. С. написано 96 работ. Из них торфяникам посвящено около 75.

Много поработал В. С. также по созданию кадров болотоведов.

Он читал лекции на курсах по торфяному делу, был профессором Московского межевого института, где оборудовал ботанический кабинет, Московского ветеринарного института, Московской горной академии, Московского торфяного института, Московской промышленной академии, Института землеустройства; читал отдельные курсы: на торфяных курсах Торфяной части Наркомзема, быв. Торфяной академии, на курсах при Гидромодульной части НКЗ, в Ленинградском технологическом институте, Московском строительном институте, в I Московском университете, в Белорусском гос. университете.

Уж этот простой перечень показывает, какие разнообразные ведомства и учебные заведения сумел заинтересовать В. С. своей любимой дисциплиной.

Нужно ли добавлять, что в большинстве перечисленных вузов В. С. был первым преподавателем по своему предмету и торил дорогу для своих более молодых товарищей.

В 1930 г. во время II Международного почвенного конгресса В. С. заведывал секцией болот и руководил экскурсиями членов конгресса по торфяникам РСФСР и Закавказья. Был председателем секции болот по СССР в Международном обществе почвоведов. Редактировал совместно с проф. Костяковым VI том „Трудов международного почвенного конгресса“.

Советская наука и общественность лишились в лице В. С. крупного ученого и организатора, а друзья — хорошего, остроумного товарища, готового всегда поделиться своими знаниями и помочь в работе.

А. П. Ильинский

Перечень печатных трудов проф. В. С. Доктуровского

1. К флоре юга Херсонской губ. Труды студенч. Кружка для исследов. русск., природы, сост. при Московск. ун-те. Кн. 2, Москва 1905.

2. Теория мутаций де-Фриса и теория Дарвина. Там же.

3. Прямое приспособление и образование видов по Веттштейну. Журн. „Естествознание и география“ № 7. Москва 1906.

4. Отчет о поездке в Минск. губ. летом 1905 г. (совместно с другими). Труды студенч. кружка для исслед. русск. природы. Кн. 3. Москва 1907.

5. Очерк растительности Минского Полесья. Там же.

6. К флоре средн. Урала. Известия СПБ Ботанич. Сада т. 8, № 2, 1908.

7. О растительности Черного леса (Херсонской губ.). Труды Ботан. сада Юрьевского ун-та. Т. VIII, 1908.

8. Поездка на Бзыбский хребет в 1907 г. Изв. Кавказск. отд. Русск. геогр. об-ва, Т. XX, № 1. Тифлис 1909.

9. Описание 6 семейств и 6 родов в „Флоре Европ. России“ Федченко и Флерова. Изд. Девриена. СПБ. 1909.

10. Хвойные (голосеменные) Сибири. Вып. 2. „Иллюстрир. определитель раст. Сибири“. Изд. Переселенческого управления. СПБ. 1909.

11. „Степи“ Амурской обл. Изв. Обл. Земск. Переселенч. организации № 26. Полтава 1909.

12. Программа для наблюдений мерзлоты в почве (совместно с Н. И. Прохоровым в Программах для ботанич. исследования. Изд. Ботанико-геогр. подкомиссии Вольно-экономич. о-ва СПБ. 1909.

13. Бассейн реки Норы (Амурск. обл.) в Предварительном отчете о ботанич. исслед. в Сибири и Туркестане в 1908 г. Изд. Переселенч. упр. СПБ 1909.

14. Растительность бассейна р. Норы и Мамына в Амурской обл. (полный отчет). Труды почв. ботан. экспедиции по исслед. колониз. районов в Азиатск. России. Изд. Переселенч. управл. Ч. II, в. I. СПБ. 1909.

15. Бассейн р. Тырмы (Амурск. обл.). В Предварительном отчете о ботанич. исследованиях в Сибири и Туркестане в 1909 г. СПБ. 1910.

16. Растительность сев. части Амурск. обл. Дневник XII Съезда русск. естествоиспыт. и врачей. Москва 1910.

17. К вопросу о колонизации Амурской обл. Изв. Обл. земск. переселенческ. организации. № 34—35. Полтава 1910.

18. По поводу статьи о „вечной мерзлоте“. Изв. Архангельск. О-ва изуч. русск. Севера № 6. Архангельск 1910.

19. Растительность Тырминско-Буреинского района и Амурской обл. вообще. Труды почв.-ботан. экспедиций (полн. отчет): Ч. II., в. 3. СПБ. 1911.

20. Амурский край. „Вестник Знания“ № 3. СПБ. 1911.

21. Ботанико-геогр. особенности Русского Севера (по поводу работы Г. И. Танфильева „Пределы лесов в Полярной России“) Изв. Арханг. о-ва изуч. Русского Севера № 6. Архангельск 1910.

22. Сводный список растений Амурск. обл. Труды почв. ботан. экспедиций. Материалы для исслед. колониз. районов. В. I. СПБ. 1912.

23. К флоре мхов Амурск. обл. Изв. СПБ. Ботан. сада. Т. 12, № 4, 1912.

24. Путешествие на крайний север Финляндии (к незаходящему солнцу). „Вестник Знания“ № 5. СПБ. 1912.

25. О возрасте болот. Ежегодник по геологии и минералогии. Т. XIV, вып. 7—8 Н.-Александрия 1912.

26. Орошение болот в Полесье и изменение растительности на них. „Болотоведение“ № 1. Минск 1913.

27. К методике обозначения растительных формаций. Там же, № 2. 1913.

28. Об улучшении лугов в Слуцк. у. (Минск. г.). Там же, № 2. 1913.

29. Рефераты работ Гека и Эриксона по фитопалеонтологии. Там же. 1913.

30. Экскурсии по Финляндии: Иматра и Гельсингфорс с их окрестностями. Журн. „Экскурсии и школьный музей“. Одесса 1913.

31. Разработка торфа и Волынск. губ. „Болотоведение“ № 4. 1913.

32. Опытное хозяйство на болотах Волынск. г. Там же, № 4. 1913.

33. К истории развития растительности со времени ледниковой эпохи. Там же, № 4. 1913.
34. Орошение болот в Минск. губ. в связи с изменениями на них растительности. Доклад I Северн. мелиорат. съезду в Москве 28. X. 1913. Труды съезда. Москва 1913.
35. По поводу статьи В. А. Ганжи „К вопросу о затоплении болот“. „Болотоведение“ № 4. Минск 1913.
36. Ботанический анализ торфа. Вестник торфяного дела № 3. СПБ. 1914. То же в материалах по организ. и культуре кормов. площади. Изд. Департ. землед. Вып. 12. СПБ. 1915.
37. Сушка растений в песке. Изд. Бендерск. земства. 1914.
38. По поводу курсов для подготовки преподавателей к экскурсиям. Журн. „Экскурсии и школьный музей“. 1914.
39. Предварит. отчет об исследованиях болот Волынск. губ. в 1913 г. Т. 7. Труды О-ва исследования Волыни. Житомир 1914.
40. Исследования болот Волынской губ. (полный отчет). Изд. Волынского губерн земства. П-град 1915 (совместно с сотрудниками).
41. В области Полесья (совместно с А. П. Черным). Исследование болот и лугов в долине р. Лани Минск. г. Материалы по организ. и культуре кормов. площади. Изд. Д-та земл., вып. 10. Птг. 1915.
42. Болота, строение и развитие их. Изд. Бендерск. земства. 1915.
43. Виды торфа. Вестн. торф. дела № 3. Птгр. 1915.
44. Мхи-торфообразователи Полесья. Там же, № 3—4. 1916.
45. Предварит. отчет о ботан. исследованиях по среднему течению р. Птичь. Минск. г.
46. Ботанич. исследования 1914 г. болот и лугов по р. Птичь и Брагинке Минск. губ. — Обе в Материалах по исследован. рек и речн. долин Полесья. Партии осушительных изысканий инж. Оппокова. Киев 1916.
47. Бактерии в торфах. Вестн. торф. дела № 4. Птгр. 1917.
48. Материалы по строению болот Петроградск. и Псковск. губ. Вестник торф. дела № 4. 1918. Москва 1920.
49. О некоторых особенностях строения болот средн. России. Работы Торфяной академии. Вып. I. Москва 1920.
50. Экскурсия на торфяное болото. Шуваловск. торфяник под Петроградом. Журнал „Экскурсионное дело“ СПБ. 1921.
51. Остатки животных в торфе. Вестн. торф. дела № 1—2. М. 1922.
52. Отчет об исследованиях болот и торфяников средн. России в 1918 г. Торфяной Части Наркомзема. Вестник торфяного дела № 1—2. М. 1922.
53. Болота и торфяники, строение и развитие их. Изд. Торф. отдела Наркомзема. Москва 1922.
54. Метод анализа пыльцы в торфе. Известия Научно-эксперимент. торфяного института № 6. 1923.
55. Межледниковый торфяник у г. Галича Костромск. губ. Там же.
56. Пыльца в торфе (таблицы для определения пыльцы в торфе, с рис.) (совместно с Кудряшовым). Там же.
57. Находки животных в торфяниках Воронежск. губ. Заметка в Изв. научн. эксперим. торф. ин-та № 3—4, 1922. М. 1923.
58. Из истории образования и развития торфяников в России. Журн. „Торфяное дело.“ Изд. Торф. ин-та № 2. Москва 1924.
59. Из истории первобытного человека (популярн. очерк). Журн. „Хочу все знать“. № 3. М. 1924.
60. Болотные пространства России. Труды областн. конференции, созван. Госпланом в Москве в 1924 г. М. 1925.
61. Новейшая литература по торфяным болотам в 1920 г. „Почвоведение“ 1925.
62. Ueber die Stratigraphie der russischen Torfmoore (nebst Angaben zur interglazialen Flora). Geol. För. Förh 1—2. Stockholm 1925.
63. Pollen im Torfe. Geolog. Archiv. Königsberg 1925.
64. Растительн. ассоциации в освещении шведских фитосоциологов. В сборнике „Методика геоботанических исследований“. Москва 1925.
65. По р. р. Умбе и Вороньей. „Вестн. Карело-Мурманск. края“. Ленинград 1925.
66. О торфяниках Пензенской губ. Изд. Главнауки. Москва 1925.
67. *Pirolaceae* и *Ericaceae* в „Флоре Украины“ (сдано в 1925 г.) (в печати).
68. Торфяные болота как предмет изучения на экскурсиях и в школе Госиздат Л-град — Москва 1926.
69. О возрасте Льяловской стоянки. Труды Антрополог. ин-та. Вып. 1. Прилож. к „Русск. Антропологич. журналу“. Т. XIV, в. 1—2, Москва 1925.
70. Новый метод изучения торфяников. Труды Гидрологич. съезда (резюме) Л-град 1926.
71. Международная ботанико-географ. экскурсия по Швеции и Норвегии. Почвоведение. 1925.

То же заметка в Журн. Русск. ботанич. об-ва. Т. X (1926). № 3—4.

72. По Швеции и Норвегии. „Торфяное дело“ № 11--12. М. 1925.

73. Программа по изучению торф. болот. Иваново — Кострома (изд. Краеведч. о-ва. 1926).

74. Об исследовании торфяников Нижегородской губ. Труды Конференции по изуч. произв. сил Нижегородск. губ. Н.-Новгород 1926.

75. О границах сфагновых болот и о болотных районах СССР. Журн. „Торфяное дело“. № 8. 1927.

76. Die Sukzession d. Pflanzenassoziationen in den russ. Torfmooren. Bern 1927.

77. Ueber die Grenzen der Sphagnum-moore und über Moorgebiete in USSR. Botan. Notiser. Lund 1928.

78. Из области изучения болот за последние годы (обзорный доклад). Дневник Всесоюзного съезда ботаников. Л-град 1928.

79. Проф. Г. И. Танфильев. (Некролог.) „Торфяное дело“. М. 1928.

80. Проф. А. Ф. Флеров (к 35-летнему юбилею). „Торф. дело“. М. 1929.

81. Ueber die interglaziale Flora in USSR. Geol. Fören. Förh. Nr. X-XII. Stockholm 1929.

82. О межледниковых флорах СССР. „Почвоведение“. М-ва. 1. 1930 и частично в Бюлл. Четвертичной ком-ии. № 2. Л-град 1930.

83. Пятая международная ботан.-географич. эскурсия по Чехо-Словакии и Польше. „Торфяное дело“ 1928 и в Журнале Русск. ботан. об-ва Т. XIV. 1929.

84. Uebersicht der Mooruntersuchungen in der USSR. Pedology (Почвоведение) Nr. 4 Moskau 1930.

Кроме того, напечатан ряд библиографических заметок в журналах: „Землеведение“, „Ежегодник по геологии и минералогии“, „Гидрологич. и геологич. вестнике“, в ряде педагогических изданий, также в „Вестнике торфяного дела“, „Болотоведении“ „Известиях торфяного института“, особенно в „Торфяном деле“ и др.

Печатаются

85. Работы торфяной подкомиссии II междун. почв. конгр. в СССР. „Торфяное дело“. 12. Москва 1930.

86. (Совместно с Ануфриевым). Материалы по стратиграфии ленинградских торфяников. „Труды Научно-исследов. Торфяного ин-та“ № 9. Москва 1931.

87. О торфяниках Закавказья, „Торфяное дело“ № 2. Москва 1931.

88. Торфяники Закавказья. „Бюллетень оргкомитета Съезда по изучению производительных сил ЗСФСР. Госплан ЗСФСР, 3 Тифлис 1931.

89. Sphagnum-moore in West-Kaukasien. Berichte d. Deutschen Botan. Gesellschaft. Bd. XLIX, Heft 3. Berlin 1931.

90. Новые данные по межледниковой флоре в СССР. „Бюллетени Моск. о-ва испытателей природы“. Отдел геологии Т. IX, 1—2, 1931.

91. Нови дани про фльору межильдовикових і польодовикових покладив СССР. Украинская Академия наук. Сборник памяти Тутковского. Т. II. Киев 1931.

92. Neue Angaben über die interglaciale Flora in der USSR. Abhandl. Nat. Verein Bd. 28. Bremen 1932.

93. Торфяные болота (Курс лекций по болотоведению). Госиздат Москва 1932.

94. Niederungsmoore im Süden der USSR. Proceedings and papers of the Science Internat Congress of Soil Science. VI Comission. Moscow 1932.

95. Die Tätigkeit der Subcomission für Moorböden des II Internat. Congresses f. Bodenkunde in der USSR. 1932.

96. Торфяные болота (Курс лекций по болотоузнауству.) Перевод на белор. язык книги „Торфяные болота“. (№ 93). Госиздат БССР. Минск 1933.

97. Торфяные болота. Курс лекций по болотоведению. 2 издание (сдано в печать).

98. Болота Восточной Европы и Сибири, включая данные для Польши, Латвии и Эстонии (в рукописи).